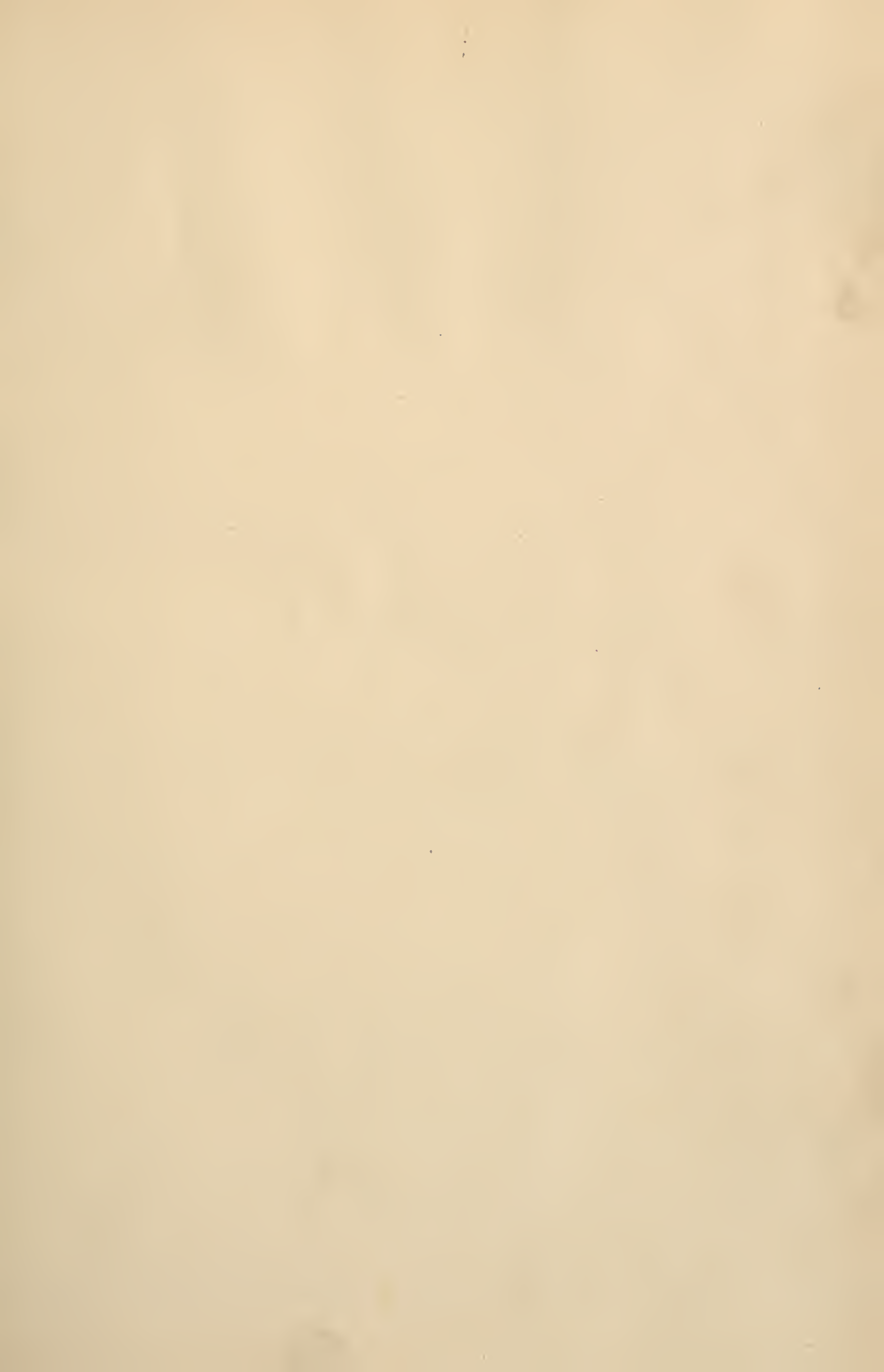


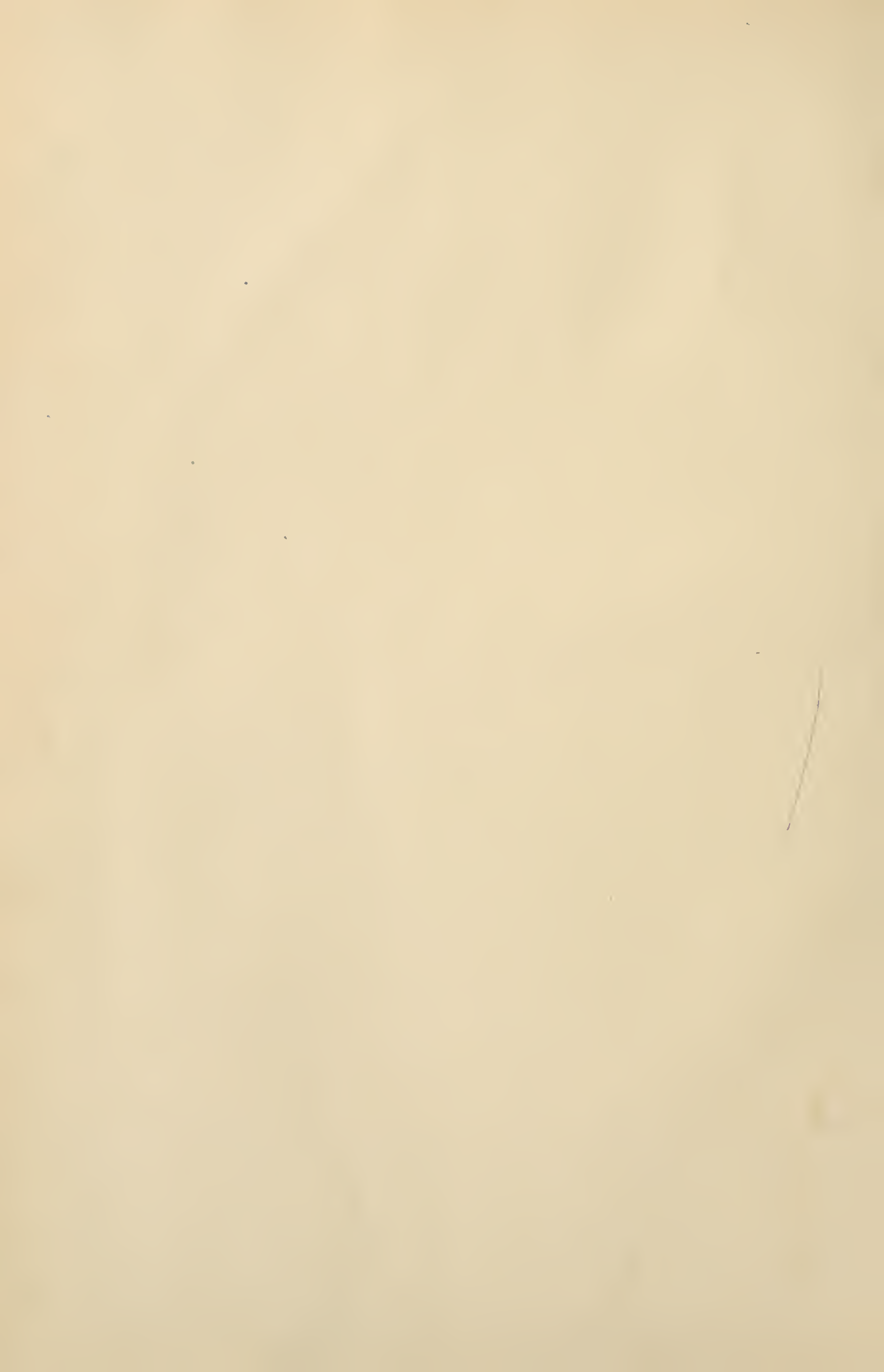












DIE

RETINA DER WIRBELTHIERE.



DIE

RETINA DER WIRBELTHIERE.

UNTERSUCHUNGEN

MIT DER

GOLGI-CAJAL'SCHEN CHROMSILBERMETHODE UND DER EHRLICH'SCHEN METHYLENBLAUFÄRBUNG.

NACH ARBEITEN

VON

S. RAMON Y CAJAL,
PROFESSOR DER HISTOLOGIE AN DER MEDIC. FAKULTÄT ZU MADRID.

IN VERBINDUNG MIT DEM VERFASSER ZUSAMMENGESTELLT, ÜBERSETZT UND MIT EINLEITUNG VERSEHEN

VON

DR. RICHARD GREEFF,
PRIVATDOZENT FÜR AUGENHEILKUNDE AN DER UNIVERSITÄT ZU BERLIN.

MIT 7 TAFELN UND 3 ABBILDUNGEN IM TEXT.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1894.



Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Vorwort.

Nachdem ich mich im Senckenberg'schen path.-anatomischen Institut zu Frankfurt a. M. längere Zeit damit beschäftigt hatte, die Golgi-Cajal'sche Chromsilbermethode durch Untersuchungen an dem Centralorgan zu erlernen und sie auf die entschieden schwerer zu behandelnde Retina anzuwenden, kam mir die grosse, bedeutungsvolle Arbeit R. y Cajal's: „Die Retina der Wirbelthiere“ in der Zeitschrift „La Cellule“ in die Hand. Nach der Lekture dieser Arbeit, der Frucht eines langjährigen fleissigen Studiums Cajal's, schien es mir wichtiger, diese neuen und über unser Hoffen hinaus glänzenden Resultate in die deutsche Ophthalmologie einzuführen, als meine eigenen, dem gegenüber im Werthe verschwindenden Befunde zu publiziren.

Die Golgi'sche Chromsilbermethode hat einen gewaltigen Umschwung auf dem Gebiete der Nervenanatomie hervorgerufen; während jedoch Nervenärzte und Anatomen in den letzten Jahren wetteifernd sich mit den Ergebnissen der Arbeiten von Golgi und Cajal beschäftigten (Kölliker, His, Waldeyer etc.), waren die ganz neuen Anschauungen über die Anatomie und Physiologie der Retina von Seiten der Ophthalmologen noch sehr wenig berücksichtigt worden. Es lag dies wohl hauptsächlich daran, dass die einschläglichen Schriften in italienischer (Tartuferi) und spanischer Sprache (Cajal) erschienen und somit schwer verständlich und schwer zugänglich waren, und dass das Einarbeiten in die neueren Methoden längere Zeit beansprucht und gerade bei der Retina besonders schwierig ist.

Die letzte grosse Arbeit von R. y Cajal ist allerdings in französischer Sprache erschienen und ich möchte betonen, dass ich mich nicht zur Herausgabe des vorliegenden Buches entschlossen habe, weil ich dem deutschen Gelehrten nicht das Lesen französischer Bücher zutraute, sondern 1. weil es mir

wichtig schien, so bedeutungsvolle Arbeiten zugänglicher zu machen, und die betreffende Arbeit in der „Cellule" ist bei uns wenig verbreitet (in ganz Berlin konnte ich sie nicht auftreiben, nur in der königl. Bibliothek ist sie vorhanden, wird aber noch nicht verliehen, da das Heft sich noch im Lesezimmer befindet); 2. wollte ich auch die früheren spanischen und italienischen Arbeiten, soweit sie Wichtiges vorbrachten, berücksichtigen und eine kurze Uebersicht über die Entwickelung der mit den neuen Methoden (Methylenblau nach Ehrlich, Chrom-Osmium-Silberfärbung nach Golgi) gewonnenen neuen Anschauungen geben; 3. bewog mich zur Uebersetzung die Erfahrung, dass die Lektüre des französischen Buches von Cajal, zumal für den mit der Methode noch nicht vertrauten, recht schwierig ist, besonders weil eine Menge von neuen Fachausdrücken entweder in die deutsche Sprache überhaupt noch nicht eingeführt ist oder dem Leser in einer der beiden Sprachen doch noch nicht geläufig ist und daher manches demjenigen, welcher die neueste Litteratur über Nervenanatomie nicht verfolgt hat, dunkel bleiben wird. Man wird sich nicht gleich klar, was z. B. mit l'épine d'une collaterale, cellule déplacée, cellule stratificée etc. gemeint ist. Die Schwierigkeit ist bei der Lektüre in fremder Sprache der vielen neugeschaffenen Ausdrücke wegen in der That gesteigert.

Aus diesen Gründen erschien mir die Zusammenstellung und Herausgabe des vorliegenden Buches als eine lohnende Arbeit. Ich glaubte umsomehr die Zeit dazu opfern zu dürfen, als ja nicht nur für Ophthalmologen, sondern für weite wissenschaftliche Kreise die Arbeiten Cajal's Interessantes vorbringen. Dem Anatomen und Neurologen bietet nach Aussage Cajal's gerade die Retina ein günstiges Feld zur Erkenntniss der allgemeinen Morphologie der Nervenzellen und des Baues eines nervösen Centrums, dem Zoologen und vergleichenden Anatomen werden die neuen Befunde zur Vergleichung der Retina der verschiedenen Thierklassen willkommen sein, und nicht zuletzt werden die Physiologen eine Menge von höchst geistvollen Hypothesen Cajal's interessiren, von denen allerdings einige noch nicht sicher fundirt sind und der Nachprüfung bedürfen.

Das Buch enthält also hauptsächlich die Untersuchungen Ramon y Cajal's über die Retina, die er in der Zeitschrift „La Cellule" Tome IX, Fasc. 1 veröffentlicht hat, ferner einiges aus seinen früheren spanischen und französischen Schriften, soweit diese die Publikation in der Cellule vervollständigen konnten. Dann sind diesen noch eine Anzahl von neuen Befunden Cajal's über die Retina beigefügt, welche bisher überhaupt noch nicht veröffentlicht worden sind, sie beruhen auf neuen fortgesetzten Studien und wurden mir von Herrn Professor R. y Cajal zum Zweck der Uebersetzung und Aufnahme in dieses Buch gütigst zugeschickt. Die neuen Befunde betreffen haupt-

sächlich die „Retina der Vögel“, die „Entwickelung der retinalen Zellen“, die „Fovea centralis“ etc. Vorliegende Schrift ist also zum Theil als Originalarbeit R. y. Cajal's anzusehen.

Auf den sieben beigefügten Tafeln sind nur Originalfiguren von R. y Cajal aus der Zeitschrift „Cellule“ enthalten, doch sind sie von der Verlagsbuchhandlung J. F. Bergmann in Wiesbaden unter meiner Kontrolle neu hergestellt worden.

Was die Uebersetzung anbetrifft, so möchte ich noch bemerken, dass ich bestrebt gewesen bin, möglichst wortgetreu zu übersetzen und mich genau an die Ausdrücke im Urtext zu halten. Vielleicht hat der Stiel hie und da etwas darunter gelitten, was ich aus diesem Grunde milder zu beurtheilen bitte. Die oft wiederkehrenden Bezeichnungen für Zellausbreitungen und Nervenendigungen (wie panache, arborisation, épine etc.) habe ich bei den Wiederholungen meist genau mit demselben Wort wiedergegeben und oft beim ersten Mal den Ausdruck Cajal's beigefügt.

Ich habe mich nach Möglichkeit bemüht, in der Litteratur über Nervenanatomie aus den letzten Jahren ausfindig zu machen, welche der neuen, in spanischer und französischer Sprache niedergelegten Ausdrücke Cajal's schon in die deutsche Litteratur eingeführt sind, und habe dieselben acceptirt; bei noch neu zu übersetzenden Fachbezeichnungen habe ich den Originalausdruck Cajal's meist in Klammern hinzugesetzt und, wo es zum Verständniss mir erforderlich schien, eine kurze Erläuterung beigefügt.

Es versteht sich von selbst, dass in dieser Arbeit meine eigenen Ansichten nicht untergemengt sind, sondern dass Alles streng im Sinne Cajal's gehalten ist. „Ich“, „meine Untersuchungen“ etc. bezieht sich natürlich immer auf Cajal. Manchmal schien mir nur eine kurze Erklärung oder ein Hinweis auf neue Litteratur wünschenswerth; solche von mir herrührende Zusätze habe ich unten an die Seite gesetzt und „Anmerkung des Uebersetzers“ überschrieben.

Herrn Prof. R. y Cajal fühle ich mich sehr verpflichtet für seine gütige Erlaubniss zur Herausgabe dieses Buches, besonders aber für die Zusendung seiner neuen werthvollen Befunde zum Zweck der Veröffentlichung; nicht minder bin ich Herrn Prof. Carnoy, dem Herausgeber der Zeitschrift „La Cellule“, welcher bereitwilligst mir die Benutzung des Textes und der Abbildungen Cajal's aus dieser Zeitschrift gestattete, Dank schuldig.

Ich möchte auch Herrn Dr. Edinger in Frankfurt a. M., welcher mich mit der Cajal'schen Methode bekannt machte, und Herrn Prof. Weigert, welcher mir dazu einen Platz in seinem Institut überliess, meinen Dank abstatten.

Wenn auch einige ins Detail gehende Befunde Cajal's über den Bau der Retina zur Zeit noch der Kontroverse unterliegen (cf. Dogiel's Ansichten),

so sind seine Befunde im Grossen und Ganzen doch schon als gesichert zu betrachten und werden von den bedeutendsten Anatomen anerkannt. Auch zur Klärung der noch schwebenden Streitfragen ist ja eine Verbreitung und Bekanntgabe der Ansichten Cajal's angebracht. Es würde mich freuen, wenn ich mit diesem Buche Verständniss und Interesse für die Arbeiten Cajal's, welche einen Abschnitt in unserer Kenntniss von dem Bau der Retina auch wohl in der Zukunft bedeuten werden, erwecken könnte.

Berlin, im März 1894.

Dr. Richard Greeff.

Inhaltsverzeichniss.



EINLEITUNG UND LITTERATURUEBERSICHT

VON

RICHARD GREEFF.



Wenn man die neuesten Zeitschriften und auch schon die Lehrbücher von heute, welche sich mit dem Aufbau des Nervensystems beschäftigten, aufschlägt und sie mit den Schriften vergleicht, welche nur um wenige Jahre zurückliegen, so wird man sich des grossen Umschwunges bewusst, welche unsere Kenntniss von dem Bau des centralen und peripheren Nervensystems ganz neuerdings erfahren hat. Es ist eine besondere Färbe- und Untersuchungsmethode mit bisher ungekannten und ungeahnten Eigenschaften, welche uns in überraschender Weise die Lösung vieler bis dahin ungelöster Probleme gegeben hat und in mancher Hinsicht weit über aller Erwarten und Hoffen unsere Kenntniss von dem Aufbau und der Funktion des Nervensystems gefördert und zugleich eine weite Perspektive auf ein neues Arbeitsfeld eröffnet hat.

Nachdem die alten Färbungsmethoden mit Karmin etc. (nach Grenacher, Gerlach etc.) durch viele fleissige Arbeiten bis auf's äussere ausgenutzt waren, dann die klassische Weigert'sche Hämatoxylinmethode besonders auf pathologischem und experimentellem Gebiete einen Fortschritt zu verzeichnen hatte, war, wenn nicht ein Stillstand, so doch ein sehr langsames Fortschreiten auf diesem Gebiete zu bemerken gewesen, bis die neuesten Methoden, welche sich besonders an die Namen Ehrlich, Golgi, R. y Cajal knüpfen, uns fast mit einem Male ungeahnte Erfolge gebracht haben. Der Umschwung wird keinem auffälliger als demjenigen, welcher nicht mitten in der anatomischen Erforschung dieses Spezialgebietes steht, nach einiger Zeit sich die neuen Auflagen früher durchstudirter Bücher ansieht. Wie sehr besonders die Golgi-Cajal'sche Methode alles bisher Gekannte überflügelt hat, kann nicht deutlicher erkannt werden als nach Einsicht des Kapitels „Nervensystem" aus dem eben von neuem erscheinenden trefflichen Handbuch von Kölliker[1]). Text und Abbildungen beziehen sich in gleicher Weise immer wieder auf die Namen und Worte dieser beiden Autoren. Dasselbe ist zu erkennen aus den klar und schön geschriebenen „Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane" von L. Edinger (vierte Auflage) und anderen Lehrbüchern mehr. Neben Kölliker haben sich viele

---

1) Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 2. Bd., 1. Abtlg.: Elemente des Nervensystems etc. Leipzig 1893. 6. Auflage.

unserer bedeutendsten Anatomen und sonstigen Forscher mit den Golgi'schen und Cajal'schen Arbeiten beschäftigt und sich anerkennend über dieselben geäussert. Ich nenne von referirenden und die Methode schildernden Werken, welche als Lektüre zur Einführung in die neuen Methoden und Anschauungen zu empfehlen sind, besonders:

Waldeyer: Ueber einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Nervensystems. Deutsch. mediz. Wochenschr. 1891. No. 44 und ff. His: Ueber den Aufbau unseres Nervensystems. Vortrag, gehalten auf der deutschen Naturforscher-Versammlung zu Nürnberg 1892. Verhandlungen deutscher Naturforscher und Aerzte, Leipzig 1893 und Berliner Klin. Wochenschrift 1893, S. 957. Beide Arbeiten beschäftigen sich hauptsächlich mit den Arbeiten von Golgi und Cajal mit dem Ausdruck rückhaltloser Anerkennung. Ferner wären von solchen Aufsätzen zu nennen: A. v. Kölliker: Eröffnungsrede auf der fünften Versammlung der Anatom. Gesellschaft 1891. (Anat. Anzeiger. Jahrgang VI. 1891. 1.) A. van Gehuchten: Les decouvertes récentes dans l'anatomie et l'histologie du systeme nerveux général (Annales de la société belge de mikroskopie. Tome XV. Bruxelles 1891 p. 113). Ders.: Le Systeme nerveux de l'homme. Sierre 1893. G. Retzius: Biologische Untersuchungen. Neue Folge IV 1892. R. y Cajal: Connexion general de los elementes nerviosos. (La medicina practica 1889. No. 88. p. 341). Ders.: Archiv für Anatomie und Physiol. Anat. Abth. 1893, 5. und 6. Heft (Uebersetzung von Held.). H. Riese: Ueber die Technik der Golgi'schen Schwarzfärbung durch Silbersalze und über die Ergebnisse derselben. (Centralbl. f. path. Anatom. 1891. No. 12 u. 13.) M. v. Lenhossék: Neuere Forschungen über den feineren Bau des Nervensystems, Correspondenzblatt für Schweizer Aerzte, Jahrg. 21, 1891, S. 489 und: Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschung, Fortschritte der Medizin, Bd. 10, 1892, No. 15 u. ff.

Besonders die letztgenannte zusammenstellende Arbeit schildert die Methode und die mit derselben gewonnenen Resultate sehr eingehend und anschaulich und bringt eine ausführliche Uebersicht der Litteratur, aus der auch zu vorliegender Arbeit Notizen entnommen sind.

Es verlohnt wohl der Mühe, den Beginn und die Geschichte der neuen Methodik, welche von besonderer Bedeutung sowohl für die histologische Technik als für die Kenntniss von der nervösen Innervation der Organe und der Morphologie der Zellen bedeutet, kurz zu betrachten. Die beiden Methoden, welche fast gleichzeitig bekannt wurden und zu Bedeutung gelangten, die Osmium-Bichromat-Silber-Methode von Golgi und die Färbung des lebenden Gewebes mit Methylenblau von Ehrlich, sind ihrer Anwendung und Technik nach allerdings grundverschieden, stimmen jedoch in ihrer Wirkung auf das Gewebe merkwürdig überein. Beide Methoden besitzen die einzige, unvergleichliche und bis dahin vollständig unbekannte Eigenschaft, dass sie nicht wie die anderen Methoden in gleicher Weise alle auf einem Schnitt befindlichen Zellen färben, sondern dass sie aus dem verwickelten, dichten Gewirr, welches die Nervenzellen mit ihren Ausläufern beispielsweise in der Hirnrinde oder in der Retina bilden, nur ganz vereinzelte Zellen färben und alle umherliegenden Zellen vollständig verschonen, und zwar wird die einmal getroffene Zelle bis in die feinsten Ausläufer hinein gefärbt. Nur auf diese Weise ist es möglich, die Morphologie der dicht bei einander liegenden Nervenzellen zu er-

kennen, die, wenn alle Zellen mit ihren Ausläufern sich mit gleicher Vollständigkeit zeigen würden, in einem ungeheuren Wirrwarr sich verlieren würden. Die Methode bringt uns Bilder von bisher nicht geahnter Schönheit und Vollständigkeit; es erscheinen die Zellen auf den Schnitten, welche man sehr dick anlegt, wie schematisch gezeichnet bis in die feinsten Fortsätze hinein. Die ungewöhnliche Dicke der Schnitte ermöglicht es, dass nicht nur die Zellfortsätze aus einer Ebene in einem mikroskopischen Schnitt sichtbar sind, sondern auch die nach vorn und hinten sich ausbreitenden Zellausläufer, ein Umstand, der bei der Betrachtung der diesem Werke beigefügten Tafeln wohl beachtet sein möge. Ich begegne so einem Einwand, welcher mir bisher von fast allen Fachgenossen bei Vorlage solcher Abbildungen gemacht wurde, dass sie offenbar schematisch angefertigt seien.

Es liegt die Frage sehr nahe, woher es kommt, dass immer nur einige Zellen sich mit den Silbersalzen imprägniren und andere Zellen derselben Schicht und unter denselben Bedingungen eingelegt vollständig verschont bleiben. Wir sind zur Zeit noch nicht im Stande, diese Frage mit Sicherheit zu beantworten. Doch wenn wir wissen, dass die Substanz und mit ihr die Zellen ganz frisch, lebend mit dem Reagenz in Berührung gebracht werden müssen, wenn sie den Farbstoff aufnehmen sollen, so wird man zu der Vermuthung geführt, dass die Aufnahme des Farbstoffes mit der Lebensthätigkeit der Zellen zur Zeit der Einlegung des Organs in das Reagenz in gewissem Zusammenhang steht. Man vermuthet also demnach, dass sich diejenigen Zellen imprägniren, welche im Moment, wo sie in die Färbeflüssigkeit gelangen, gerade in einer gewissen Thätigkeit oder in einem gewissen günstigen Ernährungszustande sich befinden.

Die neue Epoche datirt, wie schon gesagt, von der Auffindung zweier neuer Methoden an, welche wir Camillo Golgi in Pavia und P. Ehrlich in Berlin verdanken. Diesen beiden gesellt sich als dritter Ramon y Cajal in Madrid zu, welcher die Anwendung der Golgi'schen Methode bedeutend erweiterte, die Methode verbesserte und sie zu der grossen Bedeutung und Verbreitung brachte, welche sie heutzutage in der ganzen wissenschaftlichen Welt besitzt. Die erste Veröffentlichung C. Golgi's über seine Methode und die mit derselben gewonnenen Resultate stammt aus dem Jahre 1875 [1]). Man war sich jedoch damals der Bedeutung der neuen Methode noch nicht bewusst, und nur langsam fand dieselbe Verbreitung. Das Hauptwerk Golgi's erschien dann im Jahre 1885 [2]). Golgi's Untersuchungen erstrecken sich hauptsächlich auf die Erforschung der nervösen Elemente im Rückenmark ausgewachsener Thiere. Der grosse Aufschwung seiner Methode datirt hauptsächlich von der Zeit an, als Ramon y Cajal begann, die Methode auf die nervösen Centralorgane

---

1) Golgi: Sulla fina Structura dei Bulbi olfactorii. Reggio Emilia 1875.

2) Golgi: Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso.

junger Thiere und Embryonen anzuwenden und der wissenschaftlichen Welt zeigen konnte, dass hier die schönsten und klarsten Bilder zu erhalten sind, welche im Stande sind, den Aufbau des Nervensystems in einfachster Weise und deutlicher, als man es früher hoffen durfte, klarzulegen und durch deren Verständniss uns sozusagen ein Schema gegeben ist, an der Hand dessen wir auch zum Verständniss komplizirterer Verhältnisse gelangen konnten.

Inzwischen, im Jahre 1886, hatte Ehrlich seine Methode, die Färbung der lebenden Nervensubstanz mit Methylenblau bekannt gegeben [1]), die in ihrer Wirkung auf die Nervenzellen der Golgi'schen Methode sehr gleich ist, wenn ihre Technik und die Art ihrer Anwendung auch ganz anders ist. Es ist als ein ganz besonders glücklicher Umstand zu begrüssen, dass die Auffindung und das Bekanntwerden dieser beiden Methoden in ungefähr dieselbe Zeit fällt. Man wäre bei den überraschenden neuen Methoden mehr zu Misstrauen berechtigt gewesen und es wäre in der That in manchen Punkten wohl zweifelhaft geblieben, ob man es mit der Färbung vom Protoplasma einer Nervenzelle oder mit zufälligen Silberniederschlägen zu thun hat, wenn es nicht möglich gewesen wäre, die mit der einen Methode gemachten Befunde durch die andere in der Anwendung so verschiedene und in ihrer Wirkung auf das Nervenprotoplasma so gleiche Methode zu kontrolliren. Und in der That decken sich die mit beiden Methoden gefundenen Resultate in sehr vielen Fällen, umgekehrt sind die zur Zeit noch schwebenden nicht geringen Streitfragen dadurch hervorgerufen, dass beide Methoden nicht genau dasselbe Bild zu ergeben scheinen.

Was die Technik der Methylenblaumethode anlangt, so verweise ich auf die Schilderungen, welche in genügender Anzahl in der deutschen Litteratur (besonders von Ehrlich, Retzius, Dogiel u. a.) vorliegen; eigene Erfahrung über die Ehrlich'sche Methode besitze ich nicht, auch ist die Kenntniss von der Technik derselben zum Verständniss des folgenden Werkes von R. y. Cajal nicht absolut nothwendig, wenn die mit der Methode gewonnenen Resultate auch oft erwähnt werden. Man muss nur wissen, dass das Methylenblau im lebenden Gewebe, ebenso wie das Chromsilber, scheinbar ganz willkürlich hier und dort eine Nervenzelle mit ihren feinsten Ausläufern und Verästelungen färbt und die umliegenden Zellen verschont. Auf die sich mit beiden Methoden ergebenden Unterschiede geht R. y. Cajal bei Beschreibung der Retina vielfach ein.

Auch in eine ausführliche Schilderung der Golgi-Cajal'schen Osmiumbichromat-Silber-Methode einzugehen und die vielfachen Besonderheiten bei Herstellung und Konservirung der Präparate zu schildern, ist hier nicht der Platz. Am ausführlichsten werden die Einzelheiten wohl von v. Lenhossék in den

---

[1]) Ehrlich, Ueber die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Deutsch-med. Wochenschr. 1886. Nr. 4.

Fortschritten der Medizin (1892), und in vielen der oben Seite 4 genannten Zusammenstellungen und Referaten erwähnt. Ich beabsichtige nur den mit der Methode noch nicht bekannten Lesern dieses Buches eine ganz kurze Schilderung und Uebersicht zu bringen. Ich möchte überhaupt betonen, dass diese meine Einleitung nicht die Prätention besitzt, dem Fachmann wesentlich Neues zu bringen, sie soll nur die Ophthalmologen, die mir natürlich am nächsten stehen, und diejenigen Forscher, welche sich noch nicht in die interessanten und wichtigen neuen Methoden einzuarbeiten Gelegenheit hatten, einführen und ihrem Interesse Cajal's Untersuchungen über die Retina näher bringen.

Manche Autoren sprechen der Imprägnation mit Chromsilber nach Golgi den Namen einer „Methode" ab, weil es oft rein vom Zufall abzuhängen scheint, ob man gute Färbungen erhält, oder gar keine. Man kann nie gleich und sicher darauf rechnen gute Präparate zu bekommen, sondern muss quasi für jedes Organ eines jeden Thieres besondere Kniffe ausfindig machen, um schöne Färbungen zu erzielen. Oft findet sich unter zwei unter gleichen Verhältnissen eingelegten Stücken das eine sehr schön imprägnirt und das andere ganz werthlos. Es kommt vor, dass man hundert Schnitte vergeblich machen muss, bis man auf Einem, oft wie durch Zufall, die gewünschte Färbung findet; diese ist aber dann so schön und vollständig, dass sie alles bisher Gekannte übertrifft und die angewendete Mühe reichlich belohnt. Dieser grossen Launenhaftigkeit der Methode muss man bei seinem Vorgehen Rechnung tragen. Man legt deshalb meist eine ganze Anzahl von kleinen Stücken des zu untersuchenden Organs in das erste Bad ein, nimmt sie in verschiedenen Zeiten nach und nach heraus, um sie in das zweite Bad zu bringen und untersucht dann die einzelnen Stücke in der Reihenfolge, wie sie umgelegt worden sind, an einzelnen Schnitten. Ist noch keine genügende Imprägnation erfolgt, so bringt man sie wieder zurück in Bad 1, dann in Bad 2 und untersucht zum zweiten Mal. Jedes Stückchen wird am besten in einem besonderen kleinen Gläschen nummerirt und auch beim Umlegen isolirt gehalten. Es kommt bei dem Umlegen oft auf Stunden an, so dass das erste Stück z. B. in Bad 1 24 Stunden bleibt, das zweite Stück 25 Stunden etc., ebenso in Bad 2 das erste Stück 24 Stunden, das zweite Stück 25 Stunden etc. Auf diese Weise findet man vielleicht ein Stück, welches nicht zu lang und nicht zu kurz in beiden Bädern verweilt hat und aus diesem Stück werden vielleicht wieder nur einige bestimmte Schnitte herrliche Bilder geben.

Man unterscheidet drei verschiedene Weisen der Anwendung der Golgischen Methode, die langsame, gemischte und die rasche Methode. Ich erwähne die drei Methoden hier deshalb kurz, weil Cajal bei der Beschreibung der Retina sie einmal kurz aufführt. Cajal und die meisten anderen Forscher wenden jetzt fast nur noch die rasche Methode an. Bei der langsame Methode liegen die Stücke etwa 20—30 Tage lang in einer 2% Lösung von doppeltchromsaurem Kali, und werden dann für 24—48 Stunden in eine 0,75% Lösung von Argentum nitricum gebracht. Die Stücke bleiben dagegen nur 4—5 Tage

in der erstgenannten Lösung, wenn man die gemischte Methode anwenden will, kommen dann für 24—30 Stunden in eine Mischung von zwei Theilen einer 1 % Osmiumlösung und acht Theilen einer 2 % doppeltchromsauren Kalilösung und schliesslich für 24—48 Stunden in eine 0,75 % Silberlösung. Die rasche Methode wird von Cajal auf S. 37 dieses Werkes geschildert. Die Stücke kommen ganz frisch, quasi noch lebend in die Bichromat-Osmiumlösung, bestehend aus:

1 Theil einer 1 % Osmiumlösung,
4 Theile einer 3,5 % Lösung von Kalibichromat.

Man nimmt die Stückchen möglichst klein, höchstens dürfen sie 1 ccm gross sein, gewöhnlich wählt man sie aber nicht grösser als 3—4 mm im Durchmesser. Auch darf mit der Flüssigkeit nicht zu sparsam verfahren werden; auf ein kleines (5 mm) Stückchen sollen etwa 10 ccm Flüssigkeit oder mehr genommen werden. Das Gemisch wird am besten frisch zubereitet. Die Stückchen bleiben in dieser Flüssigkeit 24—48 Stunden oder auch noch etwas länger und werden während der Zeit dunkel gestellt. Danach trocknet man die Stückchen etwas auf Fliesspapier ab und bringt sie dann in Bad 2, bestehend aus:

0,75 % bis 1 %iger Lösung von Argentum nitricum.

Es entwickelt sich sofort eine bräunliche Wolke von Chromsilber in der Flüssigkeit; sie bleiben in diesem Bade etwa 24 Stunden, nach Bedürfniss auch längere Zeit.

Die Stückchen müssen danach gleich geschnitten und eingebettet werden und zwar sind sie nicht ohne weiteres zum Schneiden hart genug, oder sie werden noch auf 1/4 Stunde in absoluten Alkohol gelegt, eine längere Einwirkung des Alkohols verdirbt sie wieder. Man schneidet die Stücke zwischen Hollundermark oder zwischen Leber, was sehr gut geht, da die Schnitte sehr dick angelegt worden (etwa 0,07 - 1,0 mm Durchmesser), oder man bettet sie rasch in der Weise in Paraffin ein, wie es Cajal auf Seite 37 beschreibt. Ich habe meist auf folgende Weise in Celloïdin eingebettet: Aus 80 % Alkohol für 5 Minuten in absoluten Alkohol, ebensolange in dünnes Celloïdin, Aufkleben mit dickem Celloïdin und nach 1 Minute in 80 % Alkohol tauchen; 5 Minuten später Schneiden. Jeder Schnitt wird sogleich unter dem Mikroskop in Alkohol auf seine Brauchbarkeit untersucht und die brauchbaren gleich aus dem Alkohol entfernt und eingebettet. Zu diesem Zwecke werden die Schnitte ganz kurz in Alcohol absolutus gebracht, darauf ebenso kurz (1—2 Minuten) in Nelken- oder Bergamottöl, einige Sekunden in Xylol, um das die Schnitte auf die Dauer schädigende Oel zu entfernen und dann auf einem Deckglässchen in eine dünne Schicht Damarlack eingeschlossen. Um einigermassen dauerhafte Präparate zu bekommen, empfiehlt es sich den Schnitt auf dem Deckgläschen in den Brütschrank zu stellen, damit der Lack möglichst rasch trocknet. Man darf das Deckgläschen nicht direkt auf einen Objektträger legen, da bei dem Luftabschluss das Präparat gleich verdirbt.

Man hilft sich deshalb, um die Präparate vor dem Verstauben zu schützen, in der Weise, dass man auf den Objektträger in einer Entfernung entsprechend der Grösse des Deckgläschens zwei einander parallele Bälkchen von Glas klebt und über diese das Deckglas mit dem Schnitt auf der unteren Seite befestigt. Uebrigens halten sich auch auf diese Weise die Schnitte nicht allzulange[1]).

Findet man die Schnitte beim Schneiden noch nicht gut imprägnirt, so trennt man sie von dem Block ab und wirft das Stück, event. mit anhaftendem Celloïdin, wieder in Bad 1 (Osmium) und macht den Turnus noch einmal durch: Vergleiche unten „doppelte, dreifache Imprägnation" nach Cajal.

Leider ist die Golgi'sche Färbung keine ganz ausschliessliche Nervenfärbung, ebenso wie dies die Methylenblaufärbung nicht ist. Sie färbt allerdings ganz besonders gut und oft die nervösen Zellen, die Nervenfasern und die Gliazellen, gelegentlich werden aber auch einmal Zellen und Fasern von Knorpel, Muskel und Bindegewebe gefärbt.

Aus dem oben geschilderten Verfahren ist ersichtlich, dass die Methode in ihrem Erfolg recht unsicher und schwierig ist, und dass zu ihrer Anwendung viel Zeit erforderlich ist. Leider ist neben dem Gewebe des Nervus sympathicus gerade die Retina am allerschwierigsten nach diesem Verfahren zu behandeln, aber die hier einmal geglückte Imprägnation bringt Bilder von unübertrefflicher Schönheit. Es ist deshalb nicht zu empfehlen, so wünschenswerth Nachuntersuchungen über den Bau der Retina sind, mit der Untersuchung der Retina zu beginnen. Sehr instruktiv ist zur Erlernung der Methode z. B. die Darstellung der Purkingé'schen Zellen aus der Kleinhirnrinde, oder der Neurogliazellen (Spinnenzellen) in dem Nervus opticus (Petrone[2]), Kallius[3]), Michel[4]). Man bekommt hier ohne Schwierigkeiten Bilder, welche es so recht anschaulich machen, wie unzureichend und mangelhaft diese Zellen sich mit den früheren Methoden darstellten, wie klar und vollständig sich mit der Golgi'schen Methode die Morphologie der Nervenzellen zeigt und wie durch die genannte Methode ein solcher Umschwung auf dem Gebiete der Anatomie und Physiologie des Nervensystems erzielt werden konnte. Nebenstehende Figur zeigt als Beispiel eine Purkingé'sche Zelle aus der Kleinhirnrinde einer fünfzehntägigen

---

[1]) Siehe auch: Kallius: Ein einfaches Verfahren, um Golgi'sche Präparate für die Dauer zu fixiren. Anatomische Hefte von Merkel u. Bonnet. Bd. II. 1893. Kallius sucht die Zersetzung der Chromsilberverbindung dadurch zu verhüten, dass er die einzelnen Schnitte mit einem photographischen Entwickler (Hydrochinon etc.) behandelt. Hierdurch scheidet sich das metallische Silber aus und die Präparate sind haltbar.

[2]) Petrone: Sur la structure des nerfs cérébro-rachidiens. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. V. 1888 p. 39.

[3]) Kallius: Ueber Neurogliazellen in peripherischen Nerven. Göttinger Nachrichten vom Jahre 1892. No. 14.

[4]) Michel: Sitzungsberichte der Würzburger med.-naturw. Gesellschaft. 14. Jan. 1893.

Katze nach Cajal[1]), von einem Reichthum der Verästelung der Zellfortsätze, von dem man früher keine Ahnung hatte (vergl. Fig. 1).

Auf einem gleichmässig dunkelgelben, durchscheinenden Untergrund erscheinen die gefärbten Zellen kaffeebraun bis tiefschwarz. Sie heben sich mit all ihren feinen und feinsten Aestchen scharf von dem Untergrund ab und sehen wie eine schematische Tuschezeichnung aus. Die Färbung kommt dadurch zu Stande, dass das doppeltchromsaure Kali in dem Protoplasma der Nerven und der Substanz der Nervenfasern nach Einwirkung der Silberlösung allmählich in doppeltchromsaures Silber umgewandelt wird, welches die betreffende Zelle mit ihren Fortsätzen schwarz erscheinen lässt. Golgi sah zuerst auf solchen Präparaten die reichen Verästelungen (Dendriten, Endbäumchen), welche die Protoplasmafortsätze der Nerven besitzen. Die dicken, knorrigen Protoplasmafortsätze fangen sehr bald nach ihrem Ursprung an, sich dichotomisch oder hirschgeweihartig zu theilen, die sekundären und tertiären Aeste werden durch fortgesetzte Theilungen schmäler und schmäler und endigen mit oft zahllosen kleinen Endästchen. An den gewundenen breiten und reichen Protoplasmaästchen treten stets mehr oder weniger zahlreiche Verdickungen (Varicositäten) auf. Solche Verästelungen oder Bäumchen können sich oft über enorm weite Strecken ausdehnen. Es ist das Verdienst Golgi's — und dies war als ein grosser Fortschritt in der Erkenntniss von dem Bau des Nervensystems zu bezeichnen — nachgewiesen zu haben, dass die Endästchen aller Protoplasmafortsätze von Nervenzellen frei endigen, ohne mit benachbarten Zellen oder unter einander Verbindungen einzugehen. Ihre Enden sind entweder zugespitzt oder noch häufiger mit einem Endknötchen versehen. Es lässt sich zur Zeit die wichtige Thatsache behaupten, dass nirgends im Nervensystem Anastomosen oder Netzbildungen zwischen den feinen Protoplasmafortsätzen der Nervenzellen vorkommen. Gerlach nahm noch an,

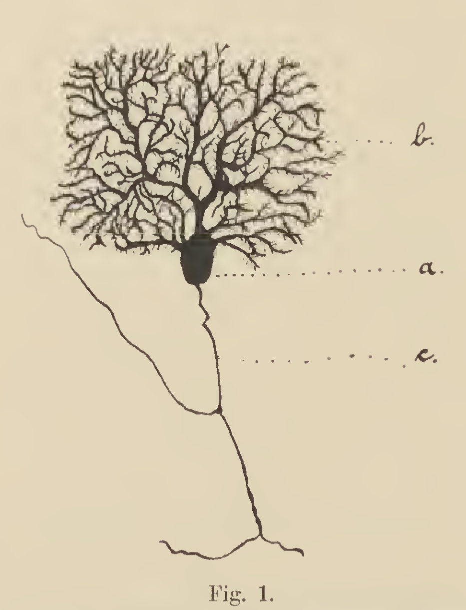


Fig. 1.
Purkinjé'sche Zelle aus der Kleinhirnrinde einer 15tägigen Katze nach Cajal.
a = Zellkörper.
b = Protoplasmaverästelung (Dendriten).
c = Nervenfortsatz.

[1]) R y Cajal: Sur les fibres nerveuses de la couche granuleuse du cervelet et sur l'évolution des éléments cérébelleux. Internat. Monatsschrift f. Anatomie u. Physiol. Bd. VII, 1890.

dass sich das Netzwerk, aus denen z. B. die hinteren Wurzelfasern entstehen, aus dem Konfluiren der Protoplasmaverzweigungen der Zellen bildet.

Der Nerven- oder Achsencylinderfortsatz lässt sich auf Chromsilberpräparaten mit Leichtigkeit von den Protoplasmafortsätzen unterscheiden. Er ist vor allem viel glatter, schlanker und regelmässiger, wie die Protoplasmafortsätze und hat einen geraderen Verlauf. Es sieht etwa aus wie ein „schwarzer Zwirnfaden auf hellem Grund". In den allermeisten Fällen ist nur ein Achsencylinder vorhanden und dieser entspringt entweder direkt von dem Zellkörper selbst oder von einem Protoplasmastamm. Die Golgi'sche Methode färbt nur den Achsencylinder, nicht die Markscheide. Von dem Achsencylinder gehen manchmal seitliche Nebenzweige (Kollaterale) ab, wie ebenfalls Golgi zuerst nachgewiesen hat. Nach dem ferneren Verhalten des Achsencylinders hat Golgi zwei Typen von Nervenzellen unterschieden:

Typus I. Der Nervenfortsatz behält seine Individualität bei und setzt sich direkt in eine Nervenfaser der weissen Substanz fort. (Deiters'sche Zellform.)

Typus II. Der Nervenfortsatz splittert sich bald nach seinem Ursprung in eine baumförmige Verästelung auf. (Golgi'sche Zellform nach Waldeyer.)

Golgi nimmt an, dass die baumförmige Verästelung des Typus II in ein allgemeines „nervöses Netz" eintritt. „Dieses Netz setzt sich durch die ganze graue Substanz des Rückenmarkes, sowie des verlängerten Markes hindurch in das feine Nervennetz fort, welches in gleicher Weise in sämmtlichen Schichten der grauen Substanz des Gehirns existirt." In dieses kontinuirliche Netz treten auch die Collateralen des Nervenfortsatzes von Typus I ein.

Es muss als ein weiterer grosser Fortschritt bezeichnet werden, als es Ramon y Cajal durch sorgfältige Untersuchungen gelang, dies noch sehr verwickelte und verworrene „Netzwerk" zu entwirren, indem er nachwies, dass die baumförmig verästelten Achsencylinder des Zelltypus II und die kollateralen Nervenfasern nicht in ein allgemeines Netzwerk eintreten, sondern ebenfalls von allen Nachbarzellen unabhängig bleiben und mit völlig freien Endästchen aufhören.

Es gelang ihm so, zu bestätigen, was His schon auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien (1883) gefordert und Forel auf Grund theoretischer Erörterungen ausgesprochen hatte: Die völlige Unabhängigkeit der centralen Nervenzellen von einander. Es besteht also nach Cajal z. B. das dichte Gewirr von Nervenfasern, welches wir in der grauen Substanz so deutlich sehen, nicht aus Netzwerken, sondern nur aus einer dichten Verschnürung von Nervenfortsätzen und feinsten Fibrillen, die alle ihre Selbständigkeit bewahren und nur zu einem dichten Filz zusammen gedrängt und verschnürt sind.

Es war die Auffindung dieser Thatsache, welche inzwischen von vielen Gelehrten bestätigt worden ist, ein grosser Gewinn, besonders auch für unser Verständniss von den physiologischen Vorgängen im Centralnervensystem. Ein Nervenreiz wird also von einer Zelle zur andern nicht durch eine direkte ner-

vöse Verbindung übergeleitet, sondern dadurch, dass sich die verschiedenen Elemente mit ihren Ausläufen an einander legen („in Kontakt treten").

Es sind dies in den Hauptzügen die Fortschritte, welche wir durch die neuen Methoden in der Kenntniss von der Morphologie der Nervenzellen gemacht haben. Ich hielt es nicht für überflüssig, diese modernen Fortschritte auf neurologischem Gebiete hier kurz zu schildern, weil auf ihnen fussend die neue Anschauung von dem Bau der Retina sich entwickelt hat. Bei der Lektüre dieses Buches wird sich die interessante Thatsache recht oft und deutlich erkennen lassen, dass die Nervenzellen in der Retina denjenigen im Centralorgan vollkommen gleichen, dass die Retina als ein peripher gelegenes nervöses Centrum zu betrachten ist. Es gelang in der Retina alle die neuen Gesetze von der Morphologie und Physiologie der Nervenzellen zu bestätigen, ja es liegt hier ein Organ vor, welches für die Erkenntniss von dem Bau eines nervösen Centrums viel günstigere Bedingungen bietet als irgend eine andere Stelle des Centralnervensystems. Ramon y Cajal kommt sehr oft auf die allgemeine Nervenanatomie zu sprechen und setzt einige Kenntniss der neuen Anschauungen voraus. Vielleicht ist deshalb manchem Leser diese kurze Einführung willkommen. Als Grundregel gilt Ramon y Cajal die Lehre von der völligen Unabhängigkeit der Nervenzellen, deren Endästchen alle frei auslaufen. Nirgends im thierischen Körper kommt ein nervöses Netz vor. Welchen Werth Ramon y Cajal auf diesen Satz legt, geht daraus hervor, dass er ihn auch an die Spitze seiner Untersuchungen über die Retina (Seite 22) stellt.

Es bietet ein nicht geringes Interesse, die Entwickelung unserer Kenntniss vom Bau der Retina zu betrachten. Es liegt hier ein winziges Organ vor (im Durchmesser 0,3 mm dick beim Menschen), welches durch seine Funktion und seinen komplizirten, wunderbaren Aufbau von jeher unsere bedeutendsten Forscher zu Untersuchungen angeregt hat. Wir können heute auf mehrere Hunderte von Arbeiten über die Retina zurückblicken, von denen die einzelne Arbeit auf ihre Vorgängerinnen aufbauend, durch Kritik und Prüfung des Vorhandenen und Suchen nach neuen Wegen unsere Kenntnisse oft nur um einen minimalen Schritt gefördert hat, deren Gesammtheit uns aber einen herrlichen Beweis liefert, wie weit es menschlicher Fleiss und gewissenhafte Forschung mit der Zeit in der Lösung auch der schwersten Probleme bringen kann. Es liegt nicht in meiner Absicht, hier näher auf die Geschichte der Erforschung der Retina einzugehen, ich möchte nur die Aufmerksamkeit auf einen Umstand lenken, welcher recht auffallend in diesem Kapitel zu Tage tritt. Es theilt sich die Geschichte der Erforschung der Retina unschwer in verschiedene Epochen ein, welche sich an die Auffindung bestimmter Methoden knüpfen. Man findet, dass mit Ausbildung einer bestimmten Methodik meist ein grosser, manchmal

plötzlicher Fortschritt zu verzeichnen ist, während sich die nachfolgenden, die Methode ausbauenden und ausnutzenden Arbeiten meist mit kleinen, wenn auch sehr schätzbaren neuen Befunden begnügen mussten. Es war vielleicht S. Th. Sömmering, welcher alles das, was sich makroskopisch in der Retina sehen liess, abschliessend geschildert hat. Weitere Fortschritte wurden dann gemacht, als Ende der zwanziger Jahre dieses Jahrhunderts das zusammengesetzte Mikroskop in die naturwissenschaftliche Forschung eingeführt wurde. Die in diese Epoche fallenden Arbeiten vieler Autoren von Wharton Jones bis zu Henle und Corti wurden dann wieder um ein bedeutendes überholt, als man lernte die Organe richtig zu härten und dünne Schnitte in methodischer Weise anzulegen (die fünfziger und sechziger Jahre). Die durch diese vervollkommnete Technik erzielten grossen Fortschritte knüpfen sich hauptsächlich an die klassischen Arbeiten von H. Müller und Max Schultze.

Es wäre ungerecht, die sehr zahlreichen danach angestellten Arbeiten gering schätzen zu wollen, wir verdanken ihnen manchen schönen Einzelbefund und eine fleissige Ausnutzung und Ausbauung der Methoden. Dass jedoch seit M. Schultze eine neue wesentliche Periode nicht angebrochen war, ist daraus ersichtlich, dass in allen Lehrbüchern, welche von dem Bau der Retina handeln, sich noch das klassische Schema von M. Schultze vorfindet.

Man braucht aber bloss dieses Schema mit einem von oder nach Cajal entworfenen zu vergleichen (siehe Fig. 2 u. 3, S. 17 u. 18), um sich des grossen Fortschrittes, welchen die neuesten Methoden nach Golgi und Ehrlich mit einem Male gebracht haben, bewusst zu werden. Wenn wir auch nicht behaupten wollen, dass wir nun zur vollen Erkenntniss der Vorgänge beim Sehen und der anatomischen Wege, welche ein Lichtreiz einschlägt, gelangt seien, so sind wir diesem Ziele doch weit näher gerückt worden, als wir es noch vor kurzem hoffen durften. Die grossen Fortschritte haben wir wieder ganz allein einer neuen Methodik zu verdanken; sie datiren von der Zeit ab, wo es uns gelang, Reagenzien aufzufinden, welche nicht in gleicher Weise auf alle Nervenzellen eines Organes wirken, sondern nur hier und dort aus dem dichten Gewirr eine einzelne Zelle herausgreifen und diese mit all' ihren Ausläufern und Verbindungen uns scharf gezeichnet vorführen; diese neuen Methoden (Golgi'sche Chrom-Osmiumsilberfärbung und Ehrlich'sche Methylenblaufärbung) zeigten uns Zellen von einer Komplizirtheit und Deutlichkeit, von einem Reichthum und einer Feinheit in den Verästelungen, wie man sie bisher auch nicht im entferntesten geahnt hatte. Es ist wohl angebracht, diesen kurzen Rückblick mit den treffenden Worten Edinger's[1]) zu schliessen: „Die Entwickelung unserer Kenntnisse von der Netzhaut ist lehrreich nicht allein für die Geschichte der möglichen Irrthümer auf so weitem Wege, sondern namentlich auch dadurch, dass sie zeigt, wie jeder Fortschritt bedingt war durch einen Fortschritt in den Untersuchungsmethoden.

---

[1]) Bericht der Senckenbergischen Naturforscher-Gesellschaft. 1892. S. 166.

So oft ein solcher gemacht wurde, hat man ihn benutzt und in gewissenhafter Arbeit ist man weiter gegangen, so lange auf dem eingeschlagenen Wege etwas zu erreichen war. Aber nie hat das Suchen nach anderen Wegen aufgehört, neue wurden betreten, Ungeahntes gefunden. Man erkennt hier leicht, wie sehr wichtig die Ausbildung der Methodik für die Erringung der Erkenntniss geworden ist."

Die neue Periode wurde im Jahre 1887 inaugurirt durch eine Arbeit von Tartuferi:

Tartuferi, F.: Sulla anatomia della retina. Archivio per le science mediche Vol. XI. No. 16. p. 335. 1887 und: Internat. Monatsschr. für Anat. u. Physiol. Bd. IV, p. 421.

Tartuferi wendete die Golgi'sche Methode an und erzielte durch seine Arbeit recht beachtenswerthe Resultate, welche unsere bis dahin vorliegenden Kenntnisse um ein Beträchtliches erweiterten. Es gelang ihm vor allen Dingen, die wahre Morphologie der bipolaren Zellen in der inneren Körnerschicht nachzuweisen. Er erkannte, dass die Zellen einen aufsteigenden und einen absteigenden Fortsatz besitzen, welche sich mit ihren Enden in der äusseren resp. inneren granulirten Schicht verästeln. Tartuferi glaubte nach seinen Chromsilberpräparaten noch an einen kontinuirlichen Zusammenhang der bipolaren Zellen mit den nach aussen und innen zu an sie stossenden Gebilden, also an eine ununterbrochene Nervenleitung von den Stäbchen und Zapfen durch die Retina hindurch bis zu den Optikusfasern.

Es folgten dann die zahlreichen und fleissigen Arbeiten des russischen Gelehrten A. Dogiel, welcher die Methylenblaumethode zuerst auf die Retina anwendete und die Methode verbesserte, so dass sie auch auf die frisch herausgenommene Retina angewendet werden konnte. Seine die Retina betreffenden Arbeiten, welche ausschliesslich unter Anwendung der Ehrlich'sche Methode angestellt wurden, sind folgende:

Dogiel, A.: Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugethiere. Anat. Anzeiger, 3. Jahrgang 1888, p. 133.
— Ueber die nervösen Elemente in der Netzhaut der Amphibien. Anat. Anzeiger, 3. Jahrg. 1888, p. 342.
— Ueber die nervösen Elemente in der Netzhaut des Menschen. Erste Mitth. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 38, p. 317.
— Ueber die nervösen Elemente in der Netzhaut des Menschen. Zweite Mitth. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40. 1892, p. 29—38.
— Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältniss ihres Achsencylinderfortsatzes zu den Protoplasmafortsätzen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41, p. 62.
— Neuroglia in der Retina des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41, p. 612.
— Zur Frage über das Verhalten der Nervenzellen zu einander. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1893, p. 429.

Es war ein glücklicher Gedanke von Dogiel, seine ersten Untersuchungen an der Netzhaut der Fische zu machen, da die hier vorliegenden relativ einfachen Verhältnisse das Studium der Nervenverzweigungen erleichterten. Er

konnte in seiner ersten Arbeit schon viele der neuen von Tartuferi mit der Chromsilbermethode aufgefundenen Thatsachen durch die Methylenblaumethode bestätigen und war bald im Stande neue Entdeckungen den vorhandenen hinzuzufügen.

Er gruppirt die nervösen Elemente der Retina des Menschen in drei gangliöse Schichten:

A) Die äussere gangliöse Schicht (äussere retikuläre Schicht), bestehend aus
1. den subepithelialen Zellen,
2. den sternförmigen Zellen,
3. den bipolaren Nervenzellen;

B) die mittlere gangliöse Schicht } Innere retikuläre Schicht
C) die innere gangliöse Schicht } Schicht der Spongioblasten.

Auf diese folgt die Nervenfaserschicht etc.

Cajal geht auf Schilderung und Kritik der Befunde Dogiel's in vorliegendem Buch sehr vielfach ein, so dass hier eine Inhaltangabe von Dogiel's verdienstvollen Arbeiten nicht nöthig ist. Dogiel ist der eifrigste Gegner der Kontakttheorie.

Derjenige Forscher, welchem es gelungen ist, den Zusammenhang der nervösen Elemente der Retina am vollständigsten und klarsten nachzuweisen, ist der spanische Gelehrte R. y Cajal, dem schon so werthvolle bahnbrechende Entdeckungen im Gebiete des Centralnervensystems zu danken waren. Er bediente sich hauptsächlich der Golgi'schen Versilberungsmethode, welche er wesentlich verbesserte, und benützte daneben sowohl die älteren Färbungsmethoden, als auch die Ehrlich'sche Methylenblaufärbung zu Kontrollversuchen.

Seine Arbeiten über die Retina sind in chronologischer Reihenfolge:

Ramon y Cajal: S. Estructura de la retina de las aves. Revista trim. de Histologia normal etr. Nr. 1 u. 2. Mayo 1888.

— Sur la morphologie et les connexions des éléments de la retina des oiseaux. Anat. Anzeiger, Jahrg. IV. 1889, p. 111.

— Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso. III. La retina de los batracios y reptiles. Agosto 1891.

— Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamiferos. Barcelona Dic. 1891

— La retina de los Teosteos y alcunas observaciones sobre la de los vertebrados superiores. Madrid 1892.

— Nuovo concepto de la Histologia de los centros nerviosos. Revisto de Ciencias Medicas de Barcelona, Tome XVIII. No. 16, 20, 22, 23. 1892.

Ferner seine grosse französische Arbeit:

— La rétine des vertébrés. La Cellule. Tome IX, Fascicule 1. Lierre et Louvain 1893. p. 121—246.

— Nuovo concepto etc. inzwischen in erweiterter Form von Dr. H. Held in's Deutsche übertragen als:

Neue Darstellung vom histologischen Bau des Centralnervensystems. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. 1893, 5. Heft.

Schliesslich die in vorliegendem Buch enthaltenen, mir privatim zugestellten Originalmittheilungen.

Es haben sich ferner unter Anwendung einer der beiden modernen Methoden mit dem Bau der Retina beschäftigt:

Baquis, E.: Sulla retina della faina. Anat. Anzeiger 1890, p. 366.

Baquis hat in der Retina des Marders mit der Golgi'schen Methode recht hübsche Beobachtungen gemacht, die er in klarer Weise mittheilt. Er spricht sich für einen kontinuirlichen Zusammenhang der Nervenelemente (Bildung von Netzen) aus. Cajal erwähnt seine Arbeit in vorliegendem Buche mehrfach kritisch.

Fromaget, V. C.: Contribution à l'étude de l'histologie de la retina. Thèse, Bordeaux 1892 und Arch. d'Ophthalm. 1892.

Fromaget sucht die Schwierigkeit, welche sich einer schönen Imprägnation der Nervenzellen gerade in der Retina entgegenstellen, dadurch zu beseitigen, dass er die frische Retina vor dem Eintauchen in das Golgi'sche Gemisch kurze Zeit in Ranvier'schem Alkohol macerirt, um so das Eindringen des Farbstoffes in das gelockerte Gewebe zu erleichtern. Es scheint jedoch nicht, als ob dies Verfahren der Nachahmung werth sei, da seine Abbildungen im Arch. d'Ophtalmologie noch höchst unvollkommen sind. Wesentlich Neues bringt Fromaget nicht vor, nur bestätigt er die besonders von Cajal vertretene Ansicht, dass die Stäbchen und Zapfen mit den bipolaren Zellen und diese wieder mit den Ganglionzellen nicht kontinuirlich verbunden sind, sondern dass die Nervenleitung mehrfach unterbrochen und die Uebertragung der Nervenreize von Zelle zu Zelle durch Kontakt der Verästelungen der Zellfortsätze stattfindet.

Retzius, G.: Ueber die neuen Prinzipien in der Lehre von den Einrichtungen des sensiblen Nervensystems. Biolog. Untersuchungen. Neue Folge IV. 1892, p. 49.

Retzius beschäftigt sich bei Besprechung der Nervenendigungen in den Sinnesorganen auch mit der Retina und entwirft ein Schema von dem Zusammenhang der nervösen Elemente der Retina. Er ist ein unbedingter Anhänger der Lehre von Cajal, dass eine jede Nervenzelle selbständig ist, ihre Fortsätze frei endigen ohne Netze zu bilden und der Zusammenhang der Zellen nur durch Kontakt ihrer Verästelungen geschieht.

Wir haben bereits über eine Anzahl von neuen Schemata über den Bau der Retina zu verfügen, welche nach den Arbeiten von Ramon y Cajal entworfen sind. Sie illustriren wohl am besten die grossen Fortschrifte, welche wir gemacht haben. Solche Schemata sind, soweit mir bekannt, von:

Retzius: In der eben genannten Arbeit.

His, Wilhelm: Berliner klinische Wochenschrift. S. 957 u. ff.

Kallius: Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgesch. von Merkel und Bonnet. Bd. II. S. 251.

Cajal: Neue Darstellung vom histologischen Bau des Centralnervensystems. Archiv für Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil. 1893. S. 400. (Uebersetzung von Held.)

Es schien mir gut, das Schema von Cajal auch in diese Arbeit aufzunehmen, und es wurde mir dazu von der Verlagsbuchhandlung Veit in Leipzig freundlichst die Erlaubniss ertheilt (cf. Figur 2 und 3).

Das, was von den neuen Befunden am meisten interessiren muss, ist ohne Frage die Klarlegung des lückenlosen Zusammenhanges von den Stäbchen bis zu den Optikusfasern (Figur 2). Sie war im Wesentlichen schon Tartuferi gelungen durch die Erkentniss von der wahren Natur der bipolaren Zellen.

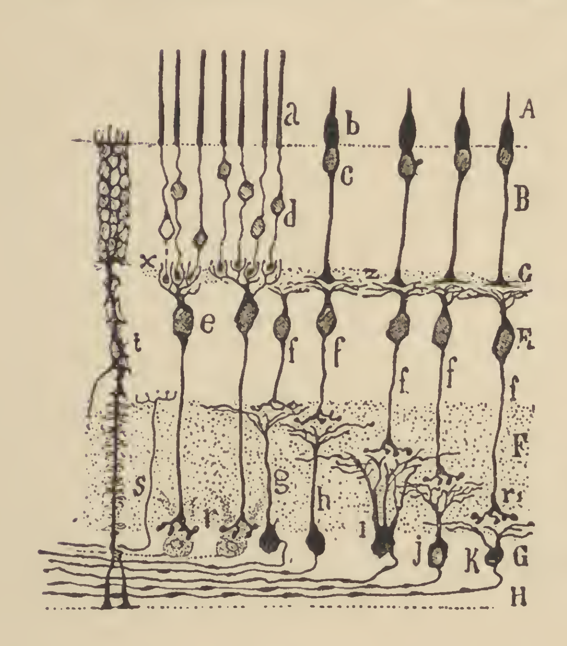


Fig. 2.

Schema des Baues der Retina nach Cajal. (Gebilde der direkten Nervenleitung).

A Schicht der Stäbchen und Zapfen;
B Körper der Sehzellen (äussere Körnerschicht);
C äussere plexiforme Schicht;
E Schicht der bipolaren Zellen (innere Körnerschicht);
F innere plexiforme Schicht;
G Ganglienzellenschicht;
H Schicht der Optikusfasern;
a Stäbchen;
b Zapfen;
e bipolare Stäbchenzellen;
f bipolare Zapfenzellen;
r untere Verzweigung der bipolaren Stäbchenzellen;
r_1 untere Verzweigung der bipolaren Zapfenzellen;
g, h, i, k Ganglienzellen in verschiedenen Schichten der inneren plexiformen Zone sich verzweigen;
x Kontakt zwischen den Stäbchen und den bipolaren Stäbchenzellen;
z Kontakt zwischen den Zapfen und den bipolaren Zapfenzellen;
f Müller'sche oder epitheliale Zelle;
s centrifugale Nervenfaser.

Das Problem von dem Zusammenhang der lichtpercipirenden Elemente mit den Nerven, welche den Lichtreiz den nervösen Centren direkt zuleiten, war lange und oft von bedeutenden Forschern zu lösen versucht worden, aber bisher vergeblich. Die beiden sogenannten retikulären Schichten hatten der Forschung besondere Schwierigkeiten dargeboten, und es war lange nicht gelungen, durch sie hindurch die Fortsätze der bipolaren Zellen aus der inneren Körnerschicht zu verfolgen. In letzter Zeit hatten allerdings Schwalbe[1]) und Merkel[2]) gesehen, dass die oberen Fortsätze der bipolaren Zellen in der äusseren granulären Schicht unterhalb der Stäbchen und Zapfen in Fäserchen zerfallen. Es ist dieser Befund durch die neuen Methoden vollkommen bestätigt und vervollkommnet worden und ausserdem, was man bis dahin noch nicht ahnte, nachgewiesen, dass der absteigende Fortsatz sich direkt mit fingerförmigen Zweigen der oberen Fläche der Ganglienzellen aufsetzt (Figur 2 *r*). Damit ist das Problem gelöst und in der einfachsten Form der Zusammenhang von Stäbchen, bipolarer Zelle, Ganglienzelle und Optikusfaser mit allgemeiner Ueber-

[1]) Graefe-Saemisch: Handbuch der ges. Augenheilkunde.

[2]) Arch. f. Ophthalmol. Bd. XXII. 4.

einstimmung gelöst. Die Stäbchenfaser endet frei mit einem Knötchen; dieses Knötchen wird umsponnen von den Endfasern der oberen Fortsätze bestimmter bipolarer Zellen (Fig. 2 x), welche nur für die Stäbchen bestimmt und sich von den Bipolaren, welche für die Zapfen bestimmt sind, unterscheiden lassen. Unten setzt sich dann diese bipolare Zelle direkt auf eine Ganglienzelle auf, umklammert sie mit fingerförmigen Zweigen und leitet ihr (durch Kontakt) den empfangenen Lichtreiz von den Stäbchen zu (r).

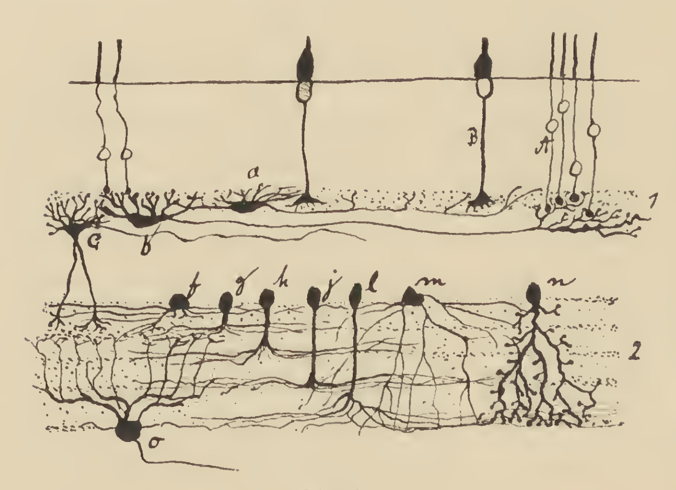


Fig. 3.

Schema des Baues der Retina nach Cajal, (Gebilde der indirekten Nervenleitung).

A äussere Körner oder Körper der Stäbchen;
B Körper der Zapfen;
a äussere oder kleine horizontale Zelle;
b innere oder grosse horizontale Zelle;
c innere horizontale Zelle mit absteigenden Protoplasmaästen.
e abgeplattete Verzweigung einer dieser grossen Zellen;
f, g, h, j, l Spongioblasten, die sich in verschiedenen Schichten der inneren plexiformen Zone verzweigen;
m, n diffuse Spongioblasten;
o Ganglienzelle, die sich in der zweiten Schicht verästelt:
1 äussere plexiforme Schicht;
2 innere plexiforme Schicht.

Der Weg durch die Zapfen ist etwas anders. Die Zapfenfaser endet miteiner breiten Basis, von der basiläre kurze Fädchen ausgehen. Mit diesen treten die Fädchen von den Enden der für die Zapfen bestimmten bipolaren Zellen in Kontakt. Der untere Fortsatz dieser Bipolaren endet in verschiedener Höhe in der inneren plexiformen Schicht mit einer Endverästelung.

Diese Aestchen treffen zusammen mit den nach oben ziehenden Aestchen bestimmter Ganglienzellen (schichtenbildender, monoëstratificadas) und verflechten sich gegenseitig, indem sie so mit den in gleicher Höhe endigenden Nachbarzellen einen schmalen horizontalen Plexus bilden. Auf diese Weise entstehen in dieser Schicht fünf von mir sogenannte Unterschichten, welche in dem Schema Fig. 2 im Durchschnitt treppenartig oder etagenförmig aus je zwei Zellen bestehend gezeichnet sind. Auch ausserhalb der direkten Leitungsbahn finden sich von Cajal neue höchst interessante Gebilde beschrieben, hauptsächlich die horizontalen Zellen in der äusseren plexiformen (retikulären) Schicht und die amakrinen Zellen in der inneren plexiformen (retikulären) Schicht (cf. Fig. 3).

Ich habe diese kleine Auseinandersetzung vorausgeschickt, um auch auf die noch schwebenden Streitpunkte und die neueste Kritik der Arbeiten Cajal's

kurz eingehen zu können. Während im Allgemeinen der Weg, welchen ein Reiz von den Stäbchen und Zapfen bis zu den Optikusfasern nimmt, festgestellt ist, hat man sich über die Frage nach der Gestaltung der letzten Zellenenden und dem Zusammenhang der nervösen Elemente noch nicht ganz einigen können. Es ist dies aber eine Frage von grosser, allgemeiner, prinzipieller Bedeutung für die Anatomie, sowie die Physiologie und Pathologie des ganzen Nervensystems. Soll die alte Netztheorie noch zu Recht bestehen bleiben oder ist schon heutzutage die neue Cajal'sche Kontakttheorie allgemein anzunehmen? Als Cajal seine wichtige Entdeckung von der völligen Unabhängigkeit einer jeder Nervenzelle machte und den Satz aufstellte, dass ein Reiz von einer Zelle auf die andere sich nur dadurch überträgt, dass die Fortsätze beider Zellen sich aneinanderlegen, wurde die neue Lehre von den meisten Forschern bald anerkannt und durch Nachuntersuchungen von v. Kölliker, His, v. Lenhossék, van Gehuchten, Retzius, Sala und anderen bestätigt. Die Nervenzellen sind miteinander in keinerlei Verbindung stehende Individuen (Edinger) oder Neurone (Waldeyer). Der heftigste Gegner dieser Theorie ist Dogiel, welcher auf Grund seiner nach der Ehrlich'schen Methode hergestellten Präparate an der alten Netztheorie festhält. Es ist Dogiel gelungen, in neuester Zeit wieder einige unserer bedeutendsten Anatomen für seine Ansichten zu gewinnen. So schreibt Waldeyer[1]): „Mir standen einige vortreffliche Original-Präparate Dogiel's von menschlicher Retina durch die freundliche Zusendung des Herstellers zur Verfügung, an denen ich mich gleichfalls von dem Bestehen netzförmiger Anastomosen überzeugen konnte, obwohl ich sie früher für sehr zweifelhaft gehalten hatte.“ In ähnlicher Weise lässt sich Merkel[2]) vernehmen: „Nach Retzius und Cajal verästeln sich die Ganglienzellen für sich, ohne mit irgend einer anderen Zelle anastomotische Verbindungen auszutauschen. Dieser Ansicht tritt Dogiel auf das Entschiedenste entgegen. Er sagt: Die Protoplasmafortsätze aller Nervenzellen der Netzhaut vereinigen sich untereinander und bilden Nervennetze; nicht allein die der inneren, sondern auch die der äusseren gangliösen Schichte. Um ein Urtheil hierüber zu gewinnen, wurden hier im Institut Präparate nach den Angaben Dogiel's angefertigt und ich kann versichern, dass die Färbungen, welche Herr Dr. Kallius gemacht hat, erwiesen, dass die Zeichnungen Dogiel's vollständig getreu sind. Es ist nach ihnen nicht möglich, an Täuschungen zu glauben, und es ist sehr leicht, sich davon zu überzeugen, dass wenigstens in der inneren gangliösen Schicht wirklich anastomotische Netze bestehen.“

Cajal und mit ihm noch die meisten Forscher treten auch in den neuesten Arbeiten dieser Ansicht entgegen; die mit der Ehrlich'schen Methode ge-

---

1) Berliner klinische Wochenschrift 1894. No. 10. Referat über „Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungsgeschichte.

2) Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgesch. Bd. II. S. 253.

wonnenen Präparate sollen leicht zu Täuschungen Anlass geben, indem wegen der mangelhaften Durchsichtigkeit der Stücke Ueberkreuzungen der feinen Fäserchen als Anastomosen angesehen werden (vergl .dieses Buch S.62, 101 und andere Stellen). Wenn ich in der Litteratur die Abbildungen der mit Methylenblau gefärbten Zellen mit denjenigen, welche nach Golgi mit Chromsilber imprägnirt sind, vergleiche, so zeigen letztere fast durchgehend viel reichere und weiter reichende Verästelungen (Dendriten). Es ist dies ein Umstand, welcher eigentlich für die Cajal'sche Ansicht von der Unabhängigkeit der Zellen spricht, denn wenn kontinuirliche Verbindungen vorhanden sind, so müssten sie sich doch gerade mit der weiter reichenden Golgi'schen Methode zeigen, sie werden jedoch nur von denjenigen behauptet, welche sich der Methylenblaumethode bedienen.

Man sieht aus Obigem, dass die Frage nach der Morphologie und dem Zusammenhang der Nervenzellen, welche für die Physiologie der nervösen Leitungen von grösster Bedeutung ist, zur Zeit hauptsächlich an der Retina untersucht wird. Das Interesse für den Bau der Retina wird dadurch für weite Kreise besonders lebhaft.

Auch gegen die Unabhängigkeit der Sehzellen von den bipolaren Zellen spricht Merkel doch noch seine Bedenken aus. An einem Präparat von Dr. Kallius von der Retina des Kalbes war zu erkennen, dass von der Endanschwellung einer Stäbchenfaser ein feines Fäserchen ausging und mit der Ausbreitung des äusseren Fortsatzes einer bipolaren Zelle in Zusammenhang blieb. Der Befund giebt immerhin zu denken, doch blieb es bisher bei dem einzigen Präparat. Cajal hält die Ansichten aus früherer Zeit (Tartuferi, Baquis, Dogiel), welche solche Fortsätze an den Enden der Stäbchen behaupteten, einfach für Vorurtheile einer bestimmten Schule. Man hielt es für ketzerisch, anzunehmen, dass so wichtige Zellen wie die Sehzellen keine Fortsätze haben sollten.

Zwischen den Fortsätzen der Ganglienzellen und den absteigenden Fasern der bipolaren Zellen (inneren Körnern) hält auch Merkel den blossen Kontakt für jetzt zweifellos nachgewiesen.

Es herrscht ferner noch Meinungsverschiedenheit über die Natur einiger Gebilde in der Retina, ob sie als nervöse Elemente aufzufassen seien, oder zur Stützsubstanz gehören. Cajal erörtert die fraglichen Punkte in diesem Werke mehrfach. Es ist zu hoffen, dass uns die von Weigert in Aussicht gestellte Neurogliafärbung hierüber noch Aufklärung bringen wird.

Wenn wir die Litteratur überblicken, so finden wir fast überall ein Staunen über die Fortschritte, welche uns die neuen Methoden gebracht haben und ganz besonders hohe Anerkennung für die fleissigen Forschungen Cajal's, von dem hiermit zum ersten Mal ein Originalwerk vollständig in deutscher Sprache erscheint. Seinen Arbeiten über die Retina verdanken wir eine Menge neuer, lange vergeblich gesuchter Thatsachen von bleibendem Werth. Der Weg, welchen ein Lichtreiz durch eine Retina nimmt, ist im Grossen und Ganzen nunmehr

klargelegt, und Cajal's Befunde hierin werden nirgends bezweifelt. Worüber die Meinungen zur Zeit noch etwas divergiren, das ist, wie eben mitgetheilt, die Art und Weise, wie die Nervenzellen mit einander in Verbindung stehen, kontinuirlich oder durch Kontakt. Aber selbst Merkel, welcher sich den Ansichten Cajal's gegenüber noch etwas skeptisch verhält, spricht sich dahin aus, dass wir heutzutage die noch schwebenden Fragen über den Bau der Retina nicht ohne Hoffnung auf ein Weiterkommen, einstweilen bei Seite zu legen brauchen, sondern dass wir erwarten können, auf dem gegebenen Weg weiterschreitend zu vollständiger Klarheit zu gelangen.

Dr. Richard Greeff.

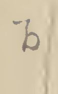


ALLGEMEINES.



Durch meine früheren Untersuchungen über die Morphologie und den Zusammenhang der nervösen Elemente wurde ich unmittelbar zum Studium des Baues der Retina hingeführt. Vor einigen Jahren konnte ich im Rückenmark, dann im Kleinhirn und im Bulbus olfactorius neue Gesetze über den Zusammenhang der nervösen Zellen und über die Art und Weise, wie ein Impuls sich von der einen Zelle zur anderen überträgt, auffinden. Wir wissen heutzutage, dass die Zellen untereinander mit ihren Ausläufern sich nicht direkt verbinden, also keine **Netze** bilden, sondern dass eine wirksame Uebertragung der Nervenreize von Zelle zu Zelle schon dadurch und nur dadurch stattfindet, dass die Fortsätze und Verästelungen einer Zelle sich denen der benachbarten Zelle mit ihren Spitzen oder ihren Seitenflächen anlegen. Nur durch innigen **Kontakt** ihrer Fortsätze treten die Zellen zu einander in Beziehungen.

Schon durch meine ersten Arbeiten über die Retina der Vögel[1]) gelang es mir dieses Gesetz von dem Zusammenhang der nervösen Elemente auch für die Retina zu bestätigen, aber zu gleicher Zeit ergaben sich hier so neue und



schwer zu lösende Propleme, dass es zu deren Klärung fortgesetzter und eingehender Studien bedurfte. Es haben sich deshalb meine Untersuchungen, welche bei den Vögeln begonnen wurden, nach und nach auf alle fünf Klassen der Wirbelthiere ausgedehnt.

Die Retina ist so vielfach untersucht worden, dass die bibliographische Aufzählung aller hierher gehörigen Arbeiten allein eine ganze Anzahl Seiten ausfüllen würde.

Die ganz besondere Vorliebe, welche unsere bedeutensten Anatomen und Histologen für das Studium der Retina gezeigt haben, versteht man, wenn man sich die fundamentale Bedeutung vergegenwärtigt, welche die Kenntniss von den wechselseitigen Beziehungen der nervösen Elemente für die Erklärung von dem Vorgang des Sehens und vieler sich daran knüpfender Propleme hat.

---

[1]) Cajal: Estructura de la retina de las aves. Revista trim. de Histologia normal. No. 1 und 2, Mayo 1888.

Das Interesse für diese Untersuchungen wird noch gesteigert, wenn man — wie dies aus den neuesten Arbeiten hervorgeht — diese Membran als ein echtes nervöses Centrum betrachtet, als einen peripher gelegenen Theil des Centralnervensystems, dessen Zartheit, Durchsichtigkeit und andere Eigenschaften seiner Zusammensetzung ihn als besonders geeignet zu einer histologischen Analyse machen. Und in der That gleichen hier die Zellen und Fasern der nervösen Elemente im Wesentlichen vollständig denen in anderen Centren, sie sind hier nur noch regelmässiger angeordnet, indem die Elemente von verschiedener Natur in genau zu trennende Schichten vertheilt sind. Ferner sind dadurch, dass 1. die Protoplasmafortsätze sich hier nur über ein kleines Feld zu erstrecken pflegen, 2. die Richtung des absteigenden Nervenfortsatzes von vorn herein bekannt ist und sich gleich bleibt, 3. Schichten sich finden, welche ex professo als die Orte zu betrachten sind, wo der Connex der nervösen Elemente stattfindet (die äussere und innere retikuläre Schicht), hier besonders glückliche Bedingungen gegeben, um die Morphologie und die Beziehungen der Nervenzellen zu einander zu studiren. Ich halte aus diesen Gründen ein Studium der Retina für ganz besonders dazu geeignet, um im Allgemeinen das Problem von dem Zusammenhang und der wechselseitigen Thätigkeit der Ganglienzellen klarzulegen. Selbst über die Art und Weise, wie Nervenströme die protoplasmatischen und nervösen Verzweigungen der Zellen durchgleiten, können uns Arbeiten gerade auf diesem Gebiete Aufklärung bringen, wie ich schon an anderer Stelle hervorgehoben habe[1]).

Man kann die Geschichte von der Erforschung des Baues der Retina in zwei Perioden eintheilen, entsprechend den angewandten Methoden:

1. die Zeit, in welcher man sich zur Zergliederung z. B. der Osmiumsäure, zur Färbung des Karmins etc. bediente, d. h. Mittel anwandte, welche nur die Kerne und die dicken Protoplasmafortsätze der Netzhautzellen darstellen;

2. die Zeit, während der man das Chromsilber und das Methylenblau angewendet hat, d. h. Reagentien, welche auf das klarste die Protoplasmafortsätze und die feinsten Nervenverzweigungen uns darlegen können.

In den ersten Zeitraum fallen hauptsächlich die denkwürdigen Arbeiten von H. Müller[2]) und M. Schultze[3]) und die nicht weniger bemerkenswerthen

---

[1]) S. R. Cajal: Signification fisiologica de las espansiones protoplasmicas y nerviosas de las células de la sustancia gris.; Rev. de ciencias medicas 1891.

[2]) H. Müller: Anat. histologische Untersuchungen über die Retina beim Menschen und Wirbelthieren; Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. VIII. 1857.

[3]) M. Schultze: Untersuchungen über den feineren Bau der Retina, Bonn 1872 und seine anderen Arbeiten, besonders den Artikel Retina in dem Handbuch der Gewebelehre von Stricker. Bd. II. 1872.

Untersuchungen von Kölliker,[1]) Hannover,[2]) Krause,[3]) W. Müller,[4]) Schwalbe,[5]) Boll,[6]) Kühne,[7]) Rivolta,[8]) Golgi,[9]) Ranvier,[10]) Schiefferdecker,[11]) Kuhnt,[12]) Borysiekiewicz[13]) etc.

Die Arbeiten so vieler bedeutender Forscher haben zahlreiche und schöne Resultate ergeben. Man lernte die einzelnen Schichten der Retina unterscheiden, ferner die morphologischen Eigenschaften der nervösen und der epithelialen Elemente kennen, man studirte mit Hülfe der Osmiumsäure, welche von M. Schultze in die mikroskopische Technik eingeführt wurde, die Struktur der Stäbchen und Zapfen, man wies die Existenz eines lichtempfindlichen, chemischen Körpers auf den Aussengliedern der Stäbchen nach, das Photoaesthesin von Boll und Kühne; man lernte die verschiedenen Zellarten unterscheiden, welche in der inneren Körnerschicht zerstreut sind (die Spongioblasten Müller's, die subretikulären Zellen etc.). Indessen blieben trotz aller Anstrengungen zwei Punkte dunkel: die Struktur der sogenannten molekulären oder retikulirten Schichten und die Art und Weise, wie die feinen Ausläufer der retinalen Zellen endigen. Man kannte nicht einmal den Zusammenhang zwischen den Endigungen oder „Füssen" der Sehzellen und denjenigen Zellen, welche in das Gewebe der Zwischenkörnerschicht oder äusseren retikulirten Schicht eingelagert sind. Die Lösung dieser Aufgaben, sollte den Forschern der zweiten Periode übrig bleiben.

---

1) Kölliker: Handbuch der Gewebelehre des Menschen 1867 und seine früheren Arbeiten p. ex: Zur Anat. u. Physiol. der Retina; Verh. der phys. med. Gesellsch. zu Würzburg III. 1852.

2) Hannover: La rétine de l'homme et des vertébrés, Paris 1876, und seine anderen Arbeiten, besonders: Zur Anatomie und Physiologie der Retina; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 1854—1866.

3) W. Krause: Die Membrana fenestrata der Retina, Leipzig 1868, uud seine späteren in der Internationalen Monatsschr. f. Anat. u. Histologie veröffentlichten Arbeiten 1886 bis 1889.

4) W. Müllor: Ueber die Stammesentwickelung des Sehorgans der Thiere, Leipzig, 1874—1876.

5) Schwalbe: Handbuch von Graefe u. Saemisch 1874 und sein Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. 1887.

6) F. Boll: Zur Anat. und Physiol. der Retina; Monatsber. der Akad. zu Berlin 1876.

7) Kühne: Untersuchungen aus dem physiologischen Laboratorium zu Heidelberg 1877. — Idem. Photochemie der Netzhaut. Sitzungsber. des natur-histor. mediz. Vereins zu Heidelberg 1870.

8) Rivolta: Delle cellule multipolari che formano lo strato intergranuloso nella retina del cavallo; Giornale di anat. fis. et patolog. degli animali. 1871 anno III.

9) Golgi et Manfredi: Annotazioni istologiche sulla retina del cavallo; Accad. di medicina di Torino; 2 agosto 1876.

10) Ranvier: Traité technipue d'histologie p. 952 und folgende, 1875.

11) Schiefferdecker: Studien zur vergleichenden Histologie der Retina; Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXVIII.

12) Kuhnt: Histologische Studien an der menschlichen Netzhaut; Jenaische Zeitschr. Bd. XXIV. 1889.

13) Borysiekiewicz: Untersuchungen über den feineren Bau der Netzhaut; Wien 1887.

Diese zweite Periode, die des Methylenblau's und des Chromsilbers begann im Jahre 1888 mit den Arbeiten Tartuferi's und Dogiel's, an welche sich die meinige und E. Baquis's Untersuchungen anschlossen. Von dieser Zeit ab datiren schon recht genaue Kenntnisse über die Endigungen der nervösen und protoplasmatischen Fortsätze in der Retina, Dank der vorzüglichen und einzigen Eigenschaft, welche das Methylenblau und das Chromsilber besitzen, dass sie eine bestimmte Zelle bis in die äussersten und feinsten Verlängerungen färben und die danebenliegenden Zellen gänzlich verschonen.

Tartuferi[1]), welcher sich der „schnellen Golgi'schen Methode"* bediente, zeigte zuerst, dass die aufsteigenden und absteigenden Fortsätze der bipolaren Zellen in Büschelform (en panache) endigen, ferner entdeckte er die wahre Morphologie mehrerer Spongioblasten und subretikulärer Zellen, sowie das Vorhandensein eines Achsencylinders bei einzelnen von letzteren Zellen und endlich die genaueren Details in der Zusammensetzung der retikulären Schichten.

Dogiel[2]) bediente sich der Ehrlich'schen Methode, welche er so modifizirte, dass sie auch auf die frische Retina sich anwenden liess. Er konnte bei fast allen Wirbelthieren die meisten Entdeckungen Tartuferi's bestätigen. Zu gleicher Zeit machte er uns mit neuen nicht minder interessanten Thatsachen bekannt; unter anderen: dem Vorkommen von Landolt'schen Keulen bei den Fischen, den Reptilien und den Vögeln, dem Vorhandensein von Nervenzellen mit einem absteigenden Achsencylinder unter den Spongioblasten. Er wies ferner nach, dass die Mehrzahl der Spongioblasten Müller's nervöse Elemente sind, denen ein Deiters'scher Fortsatz fehlt und entdeckte endlich das Vorkommen von versprengten („deplazirten") bipolaren Zellen**, welche in der äusseren Körnerschicht (subepitheliale Zellen Müller's) vorkommen etc.

---

* Anmerkung des Uebersetzers. (Siehe Einleitung S. 8.)

** Anmerkung des Uebersetzers. Unter Cellules déplacées = versprengte Zellen versteht Cajal, Dogiel folgend, solche Zellen, welche nicht da gefunden werden, wo sie ihrer Natur nach hingehören, sondern an einem anderen Ort; z. B. versprengte bipolare Zellen sind solche Zellen, deren Zellleib nicht in der Schicht der bipolaren Zellen liegt, sondern in einer anderen Schicht, etwa der Ganglienzellenschicht. Die Fortsätze und die Verbindungen, welche diese in der Ganglienzellenschicht liegenden Zellen eingehen, charakterisiren sie aber nicht als Ganglienzellen, sondern lassen sie als bipolare Zellen erkennen, welche den gewöhnlichen Ort ihres Vorkommens verlassen haben. (Vergl. auch S. 134 u. S. 137, Interstit. Zellen etc.)

---

[1]) Tartuferi: Sull anatomia della retina; Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 1887.

[2]) A. Dogiel: Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien. Vögel und Säugethiere; Anat. Anzeiger 1888.

— Ueber die nervösen Elemente in der Netzhaut der Amphibien und Vögel. Anat. Anzeiger Mai 1888.

— Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. 1891.

Trotz dieser bedeutenden Fortschritte blieben einige Fragen noch offen. Wie endigen die Fasern der Stäbchen und Zapfen? Bilden die unteren Büschel der bipolaren Zellen mit den Protoplasmaverzweigungen der Ganglienzellen „Netze"? Welche Zellarten giebt es unter den Spongioblasten und in der Ganglienzellenschicht? Enthält die Retina auch centrifugale Nervenfasern? Was für eine Rolle spielen die epithelialen Zellen † und in wie weit betheiligen sie sich an der Bildung des Gerüstes der Retina.

Es sind dies die hauptsächlichsten Fragen, die ich seit 1888, seit dem Erscheinen der Arbeit von Tartuferi, zu lösen versucht habe. Meine Untersuchungen bezogen sich anfangs hauptsächlich auf die Vögel, und es gelang mir bei diesen schon, mehrere Befunde Tartuferi's und Dogiel's zu bestätigen und sicher zu stellen [1]). Es haben sich dann meine Beobachtungen auch auf die Frösche, die Reptilien [2]) und die Säugethiere [3]) erstreckt und ganz neuerdings auch auf die Knochenfische [4]), deren Netzhaut wegen der relativen Einfachheit in ihrem Bau vorzüglich sich eignet, uns einige bei den Säugethieren noch dunkel gebliebene Punkte zu klären.

Die wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchungen sind folgende:

1. Es giebt in der Retina auch centrifugale Fasern, welche im Niveau der Spongioblasten endigen, wo sie sich in variköse Verzweigungen auflösen.
2. Die Fasern der Stäbchen und Zapfen endigen stets frei, ebenso die oberen und unteren Büschel der bipolaren Zellen.
3. An den absteigenden Fortsätzen der bipolaren Zellen der Vögel, Reptilien und Frösche kommen kollaterale Fortsätze (siehe *) vor.
4. Es giebt mehrere morphologisch verschiedene Arten von Ganglienzellen und Spongioblasten.

---

† Anmerkung des Uebersetzers. Unter epithelialen Zellen sind hier wie immer im Folgenden die Müller'schen Stützzellen mit ihren seitlichen Ausbreitungen verstanden.

* Anmerkung des Uebersetzers. Unter „kollateralen Fortsätzen (des prolongements collatérales)" versteht man seitliche Nebenästchen oder sekundäre Aestchen eines Nervenfortsatzes, welche von dem primären Ast meist rechtwinklich abgehen. Mit dem Ausdruck kollateral wird nur ausgedrückt, dass diese Aestchen zu anderen gegenüberliegenden sich hinrichten, nicht aber, dass sie sich mit diesen verbinden. (Siehe Einleitung S. 11.)

---

1) R. y Cajal: Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux. Anat. Anzeiger 1889. Nr. 4.

2) Idem: Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistemo nervioso III. — La retina de los batracios y reptiles. Agosto 1891.

3) Idem: Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamiferos; 10 Diciembre 1891.

4) Ramon y Cajal: La ratina de los teleosteos y algunas observaciones sobre la de los vertebrados superiores. Trabajo leido ante la sociedad espanola de Historia natural. Sesion de 1 Junio de 1892; Anal. de la Sec. Esp. de Hist. Nat. Tomo XXI, 1892.

5. Bei den Nachtvögeln, den Säugethieren und den Knochenfischen endigen die Fasern der Stäbchen völlig frei mit kleinen Anschwellungen oder Knöpfchen, die keine „basilaren Fasern“ besitzen.
6. Bei den Säugethieren und bei den Vögeln giebt es zwei Arten von bipolaren Zellen: Bipolare, welche für die Stäbchen und solche, welche für die Zapfen bestimmt sind.
7. Im Niveau der äusseren retikulären Schicht kommen mehrere Arten von aufsteigenden und horizontalen Nervenfasern vor (siehe *).

Die Arbeit von Baquis[1]), welche über die Retina des Marders handelt, erschien nach meiner ersten Arbeit. Baquis wendete ebenfalls die Methode von Golgi an und konnte damit die meisten der von Tartuferi und Dogiel beschriebenen Befunde bestätigen. Als neue Elemente beschreibt er in der Retina gewisse pyramidenförmige Zellen, doch bin ich geneigt anzunehmen, dass diese identisch sind mit denjenigen, welche Tartuferi als „grosse superfizielle Zellen“ beschrieben hat. Baquis ist es dagegen geglückt, diese Zellen besser und vollständiger zu färben und infolge dessen eine detaillirtere Beschreibung von ihnen zu geben, als Tartuferi. Neuerdings hat Dogiel[2]) diese Zellen beim Menschen mit Methylenblau gefärbt und einen Achsencylinder nachgewiesen, welcher nach einem langen horizontalen Verlauf sich nach abwärts wendet, um sich mit einer Sehnervenfaser zu verbinden. Er nennt diese Zellen „grosse sternförmige Zellen“. Auf andere Thatsachen, welche Dogiel entdeckt hat, werden wir noch unten bei der Beschreibung der Retina der Säugethiere zurückkommen.

Die vorliegende Arbeit enthält das Resumé aller meiner früheren Arbeiten auf diesem Gebiet, welche anfangs nur in spanischer Sprache erschienen sind und infolge dessen den Gelehrten sehr wenig bekannt wurden. Der im vorigen Jahre in französischer Sprache in der Zeitschrift „La Cellule“ erschienenen grösseren Arbeit von mir über die Retina konnte ich inzwischen ebenfalls noch eine Anzahl von mir neu aufgefundener Thatsachen und einige Richtigstellungen hinzufügen, welche der vorliegenden zusammenfassenden Schrift in deutscher

---

* Anmerkung des Uebersetzers. Die hier auseinandergesetzten Ideen über den Bau und die Physiologie der Retina sind in neuerdings erschienenen Arbeiten aufgenommen und sehr günstig beurteilt worden, so besonders von Retzius, van Gehuchten und His. Die umfangreichen Untersuchungen von Retzius stimmen in den wesentlichsten Punkten mit den hier ausgeführten Ansichten vollständig überein. Siehe hierzu:

G. Retzius: Biologische Untersuchungen. Neue Folge IV 1892.

A. van Gehuchten: Le système nerveux de l'homme. Lierre 1893.

W. His: Ueber den Aufbau unseres Nervensystems. Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte. 1893. Leipzig 1893.

---

[1]) E. Baquis: Sulla retina della faina; Anat. Anzeiger. n. 13 u. 14. 1890.

[2]) A. Dogiel: Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. I. Mittheil. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVIII. 1890.

Sprache einverleibt sind. Ausserdem sind meine Ergebnisse, die bisher auf eine Klasse des Thierreiches (die Vögel) sich beschränkten, durch Untersuchungen an allen fünf Klassen der Wirbelthiere vervollständigt worden. Infolge dessen bin ich im Stande, die früher mitgetheilten Befunde zum Theil zu erweitern und zu vermehren, zum Theil richtig zu stellen.

Im Allgemeinen möchte ich schon Folgendes vorausschicken: Es herrscht eine merkwürdige Uebereinstimmung in dem Bau der Retina bei allen fünf von mir untersuchten Thierklassen. Man kann behaupten, dass die einzigen anatomischen Abweichungen, welche sich auffinden lassen, sich auf die relative Dicke der einzelnen Schichten der Retina und auf die Form und die Dichtigkeit der Stäbchen und Zapfen beziehen. Hauptsächlich die Stäbchen bewirken durch ihre mehr oder weniger grosse Dichtigkeit und durch die Form und die Ausdehnung ihrer unteren Endigungen in der äusseren retikulären Schicht bemerkenswerthe Unterschiede. Diese Unterschiede sind jedoch so charakteristisch, dass man meist hieraus allein die Klasse der Wirbelthiere, um die es sich handelt, bestimmen kann. Die Zapfen dagegen bieten, abgesehen von feinsten Abweichungen, fast überall das gleiche morphologische Bild dar.

Es ist leicht verständlich, dass eine jede Modifikation in dem Volumen oder der Form der Fussenden der Stäbchen, auch Veränderungen in der Gestaltung der aufsteigenden Büschel der bipolaren Zellen und selbst der subretikulären Zellen (Sternzellen nach Dogiel) nach sich ziehen wird, und zwar sind diese Veränderungen, wie wir unten sehen werden, bei einigen Thierklassen so beschaffen, dass man aus ihnen sehr schön solche bipolare Zellen, welche in Verbindung mit den Stäbchen stehen, von solchen, welche zu den Zapfen gehören, unterscheiden kann. Natürlich wird es sehr schwierig oder selbst unmöglich, diesen Unterschied bei denjenigen Thieren festzustellen, deren Stäbchenfüsse ebenso gestaltet sind, wie die Zapfenfüsse, was bei den Fröschen und den Vögeln der Fall ist.



UNTERSUCHUNGSMETHODEN.

Bei meinen Untersuchungen über die Retina habe ich hauptsächlich die Methode von Golgi (die Bichromat-Osmium-Silberfärbung) und die von Ehrlich (die Methylenblaufärbung) angewendet und neuerdings auch die von W. Krause[1]) empfohlene Cox'sche Methode[2]), welche jedoch etwas unsichere Resultate liefert. Die mit diesen drei Methoden gewonnenen Resultate stimmen in den wichtigsten Punkten überein. Diejenige Methode jedoch, welche mir die besten Dienste leistete, welche die einzelnen Zellen bis in ihre feinsten und entferntesten Ausläufer färbt und so ein Verfolgen der einzelnen dünnsten Fibrillen ermöglicht, ist ohne Zweifel die „rasche Methode" von Golgi, die Chromsilberimprägnation, welche auch schon von Tartuferi angewendet wurde.

Die meisten Figuren in vorliegender Arbeit stellen deshalb die Nervenelemente der Retina dar, wie sie mir nach Schwärzung durch Chromsilberimprägnation erschienen.

Im Allgemeinen wurde die Färbung mit Methylenblau nur als Mittel verwendet, um die mit der Golgi'schen Methode gewonnenen Resultate zu kontrolliren. Auch die Methylenblaufärbung ist im Stande, wie dies Dogiel in seinen bemerkenswerthen Arbeiten bewiesen hat, ebenso glänzende, wie neue Resultate zu geben, im Ganzen bleibt sie jedoch an Deutlichkeit und Vollständigkeit der Färbung hinter der Golgi'schen Methode zurück. In der That färbt das Methylenblau weder die Fasern der Stäbchen und Zapfen, noch ihre unteren Anschwellungen, weder die Müller'schen Fasern, noch die centrifugalen Nervenfortsätze, noch mehrere Arten von Ganglienzellen und Spongioblasten. Es kommt noch hinzu, dass die unvollkommene Durchsichtigkeit einer Retina, welche mit Pikrin und Ammoniak oder mit einem Gemisch von diesem Reagenz und Os-

---

[1]) W. Krause: Demonstrationen von Präparaten der Retina von der Taube etc. Sitzungen der anat. Gesellschaft 18.—20. Mai 1891. München.

[2]) A. H. Cox: Zur Imprägnation des centralen Nervensystems mit Quecksilbersalzen. (Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVII).

3*

miumsäure, wie dies Dogiel empfohlen hat, behandelt ist, es meistens nicht mehr ermöglicht, die feinsten Ausbreitungen der Nerven- und der Protoplasmafortsätze zu verfolgen. Hieran liegt es, dass bei den Abbildungen von Dogiel diese Elemente so geringe Ausbreitung und so wenig Verzweigungen zeigen und hierdurch sind auch Dogiel einige Irrthümer unterlaufen, zum Beispiel die Annahme von nervösen Netzen unter den Protoplasmafortsätzen, im Gegensatz zu dem, was Untersuchungen von His, Forel, Kölliker, von Lenhossék, von Gehuchten, Retzius und von mir gezeigt haben.

Bei der Färbung mit Methylenblau habe ich mich im Allgemeinen an die Vorschriften von Dogiel gehalten, doch anstatt die Retina aus dem Bulbus herauszunehmen und sie vor der Färbung auf einem mit Humor aqueus befeuchteten Objektträger zu bringen, wurde sie an ihrem Platz gelassen, das heisst also, in der hinteren Bulbushälfte, und dann in mehreren Wiederholungen ein bis zwei Stunden hindurch mit einer Lösung von Methylenblau behandelt. Vor der Anwendung der Färbeflüssigkeit muss natürlich der Glaskörper entfernt werden und die Bulbushälfte muss während der Färbung in der feuchten Kammer sich befinden.

Man fixirt die Retina zwei Stunden lang in Ammoniumpikrat und bringt sie darauf in eine Mischung von dem Ammoniumpikrat mit Glycerin. Ein Verweilen von 24 Stunden in der Fixirflüssigkeit, wie dies Dogiel empfiehlt, scheint mir wenig empfehlenswerth, weil die Retina dabei sehr aufquillt und die Färbung früher oder später wieder verblasst.

Neuerdings hat Apathy[1]) als Konservirungsflüssigkeit eine syrupartige Lösung von Gummi arabicum und Zucker angegeben. Ich habe das Verfahren auch letzthin mit ganz gutem Erfolg angewendet.

Man kann auch ein gewöhnliches Präparat, welches in Ammoniumpikrat fixirt ist, in ein absolut unveränderliches Präparat verwandeln, welches in trockenem Balsam oder in Damar-Harz mit Xylol eingeschlossen wird. Man beginnt damit, dass man das Präparat auf einen Objektträger legt, welcher im Dampfbad erwärmt gehalten werden muss, dann lässt man auf das Präparat ein oder zwei Tropfen einer konzentrirten Lösung durchsichtiger Gelatine fallen (Gelatine 2, Wasser 5, gesättigte Ammoniumpikrat-Lösung 2 oder 3 Tropfen), welche vier bis fünf Minuten lang flüssig bleiben muss, um das Eindringen der Gelatine in das dichte Gewebe zu ermöglichen. Dann bedeckt man das Stück mit einem Deckglas und übt einen leichten Druck darauf aus, um Falten auszugleichen und ein nachträgliches Schrumpfen zu verhindern; endlich hebt man nach dem Erkalten das Deckglas ab, an dem meistens das Präparat hängen bleibt, lässt es an freier Luft trocknen und legt es dann auf einen Objektträger,

---

[1]) Apathy: Behandlung des Nervensystems für histologische Zwecke. Zeitschrift für wissensch. Mikroskopie. Bd. IX. H 1. 1892.

welcher mit Balsam oder mit Damarlack und Xylol bedeckt ist. Das Gewebe wird auf diese Weise ganz durchsichtig und die Färbung der Zellen hält sich gut.

Das Verfahren hat nur den Uebelstand, dass die Schichten der getrockneten Retina sich sehr zusammenziehen, so dass es oft schwierig wird, später zu bestimmen, in welcher Höhe die imprägnirten Elemente eigentlich gelegen sind. Daher wende ich dieses Verfahren nur dann an, wenn es sich darum handelt, Zellen aus nur einer Schicht zu färben und zu verfolgen.

Ueberdies erhält man hiermit noch schönere Resultate bei anderen Geweben, z. B. bei den Nervenendigungen in der Cornea, der Blase des Frosches, den gestreiften Muskelfasern etc.

Die „schnelle Methode" von Golgi, welche sonst so klare und saubere Präparate liefert, ist etwas unsicher bei den kleinen Netzhäuten der Fische, Reptilien und Frösche. Es lässt sich im Allgemeinen behaupten, dass je zarter eine Retina ist, desto schwerer es ist, gute Färbungen zu bekommen. Man muss deshalb unter den Thieren derselben Klasse oder derselben Familie solche auswählen, deren Augen möglichst gross sind. Man erhält z. B. fast immer schöne Färbungen bei Lacerta viridis, während unter sonst gleichen Bedingungen es fast unmöglich ist, solche bei der zarten Retina von Lacerta agilis zu erreichen.

Aber auch bei zarten Netzhäuten, wie diejenige des Frosches, der Lacerta agilis, der Natter etc., gelangt man sehr oft zum Ziel, wenn man anstatt der gewöhnlichen schnellen Methode, diejenige der „doppelten Imprägnation" anwendet, welche zuerst vom Verfasser für andere Nervencentren angegeben ist, und welche neuerdings mit Erfolg auch von van Gehuchten und Retzius benutzt wurde.

Man verfährt also in folgender Weise:

1. Eintauchen der hinteren Bulbushälfte nach Entfernung des Glaskörpers in eine Mischung von Osmium-Bichromat (Kaliumbichromat dreiprozentig . . . 20; 1%ige Osmiumsäurelösung . . . 5—6 Theile).

2. Nachdem diese Lösung 24 bis 48 Stunden gewirkt hat, trocknet man die Stücke auf Fliesspapier ab und überträgt sie für 24 Stunden in Höllensteinlösung (0,75 bis 1%ige Lösung von Argentum nitricum).

3. Ohne vorheriges Abwaschen bringt man die Stücke in dieselbe Osmium-Bichromatlösung zurück, wenn dieselbe noch etwas Osmium enthält. Wenn dies nicht mehr der Fall ist, muss man einige Tropfen Osmium zusetzen. Ich habe auch wohl neue Osmium-Bichromatlösung verwendet, sie muss aber dann weniger Osmium enthalten (20 g der Bichromatlösung und 2 oder 3 der 1%igen Osmiumlösung). Ein höherer Prozentsatz von Osmium stört die Färbung nicht, macht die Stücke aber zu brüchig. Man belässt hierin 24 bis 36 Stunden.

4. Neues Einlegen für mindestens einen Tag lang in eine Lösung von 0,75%ige oder stärkere Höllensteinlösung.

5. Die Stücke kommen auf wenige Minuten in 40⁰/₀igen Alkohol, werden oberflächlich in Paraffin eingebettet, und in dicke Schnitte zerlegt. Um das Einbetten zu erleichtern, pflege ich die Retina auf einen Paraffinblock zu legen und suche mit einem in der Flamme erwärmten Skalpell möglichst rasch zu arbeiten, damit die Einbettungsmasse nicht in die Retina eindringt und ein Eintrocknen der Retina verhütet wird. Man wäscht danach die Stücke eine Stunde lang in 40⁰/₀igen Alkohol, hellt sie in Nelkenöl auf, entfernt durch Waschen der Stücke mit Xylol auf dem Objektträger das Nelkenöl und das Paraffin aus den Schnitten und schliesst schliesslich in Xylol-Damar ein, den man in dünner Schicht erhärten lässt.

Sehr störend bei dem Studium der innersten Schichten der Retina sind die zahlreichen Niederschläge von Chromsilberkrystallen. Es lassen sich dieselben indessen dadurch vermeiden, dass, ehe man die Retina in das Silberbad legt, man die Retina entweder mit einer sehr dünnen Schicht Celloïdin überzieht (das Celloïdin darf nicht eingetrocknet sein, bevor man das Stück in die Silberlösung legt) oder mit einem frischen weichen thierischen Gewebe, wie z. B. mit Peritoneum etc.

Das einfachste und sicherste Verfahren, um zu dem gewünschten Resultate zu gelangen, ist folgendes, das ich die „Aufrollung“ nennen will. Nachdem der Glaskörper entfernt ist, schneidet man die Retina um die Papille herum mit einer Scheere oder einem scharfen Messer ab und löst sie dann mit einem feinen Pinsel allmählich von der Chorioidea ab. Dann sucht man mit der grössten Sorgfalt die Retina so aufzurollen, dass die Rollen dicht aneinander zu liegen kommen ohne Zwischenräume, so dass daraus eine solide, cylindrische oder rundliche Masse entsteht. Um ein Wiederaufrollen in der Flüssigkeit zu vermeiden, übergiesst man diese Rolle schnell mit einer flüssigen Schicht Celloïdin, wartet einige Sekunden ab, bis dies fest geworden ist, und wirft das Stück dann rasch in die Osmium-Bichromatlösung. Die aufgerollte Retina härtet wie eine kompakte Masse und behält ihren Zusammenhang beim Schneiden. Die Schnitte werden quer durch die ganze aufgerollte Masse angelegt und man findet so bei der Untersuchung die Retina in allen Ansichten, bald quer, bald schief getroffen etc.

Man vermeidet auf diese Weise die störenden Niederschläge auf der Innenseite der Retina, nur auf der Oberfläche, in der ersten Schicht der Rolle finden sich dieselben. Ein weiterer Vortheil bei diesem Verfahren besteht darin, dass man bei der beträchtlichen Dicke des ganzen Stückes ein zu langes Härten nicht zu fürchten hat. Wenn auch die Härteflüssigkeit etwas länger einwirkt (1,2 oder auch 3 Tage), so wird man doch immer in mehr oder weniger bedeutender Tiefe Schichten finden, für welche die Zeit der Einwirkung der Flüssigkeit gerade günstig gewesen ist. Ich verdanke gerade dieser Methode die Entdeckung der verästelten Nervenfasern in der äusseren retikulären Schicht, die vollständige Imprägnation der Optikusfaserschicht, diejenige der Neuroglia-Ele-

mente zwischen den Optikusfasern der Retina und die Möglichkeit, die Verzweigungen der Protoplasmafortsätze der Ganglienzellen und der Spongioblasten, die sich oft über mehrere Zehntel von Milimetern erstrecken, vollständig verfolgt zu haben .Man kann mit diesem Verfahren natürlich auch die oben geschilderte Methode der doppelten, oder gar der dreifachen Imprägnation kombiniren.

Diese „Aufrollung" ist hauptsächlich angebracht bei der Retina der Säugethiere, doch giebt sie auch bei anderen Wirbelthieren gute Resultate. Wenn die Retina von mittlerer Dicke ist (Kaninchen, Hund), so kann man daraus eine Rolle machen, bei den grossen Säugern (Pferd, Oehse, etc.) muss man sie in zwei oder drei Stücke theilen, um eine unvollständige Härtung der inneren Zonen zu vermeiden.

Ich habe schliesslich auch die gewöhnlichen Verfahren zur Härtung und Färbung der Retina angewendet, als da sind: Alaunkarmin, Säurefuchsin, Hämatoxilin nach Weigert-Pal etc., um durch die Färbung der Nerven die Lage der in meinen Präparaten mit Chromsilber gefundenen Zellen besser bestimmen zu können. Die dünnen Schnitte, welche durch die nach der Cox-schen Methode behandelte Retina angelegt wurden, bieten den Vortheil, dass man sie noch nachträglich mit Grenacher'schen Karmin behandeln kann, ohne dass die Silberimprägnation darunter leidet.



I.

DIE RETINA DER KNOCHENFISCHE.

(TELEOSTEI.)

Von Autoren, die sich mit der Retina der Knochenfische beschäftigt haben, sind vor allem zu nennen M. Schultze[1]), W. Müller[2]), Reich[3]), Hannover[4]), Denissenko[5]), Retzius[6]) und ganz besonders W. Krause[7]), der mit grosser Sorgfalt eine ganze Anzahl Fische aus dieser Ordnung untersucht hat.

Die Untersuchungen dieser Forscher wurden noch mit den alten Methoden angestellt. Sie haben uns gezeigt, das der Bau der Retina der Knochenfische demjenigen der anderen Wirbelthiere sehr ähnlich ist, mit Ausnahme einiger Modifikationen, welche sich an den subretikulären Zellen vorfinden und einigen Eigenthümlichkeiten in der Konformation der Stäbchen (sogenannte Riesenstäbchen, in Form von Keulen etc.).

Ich habe mich bei meinen Untersuchungen der Methoden von Golgi und Ehrlich bedient und ging von dem Gedanken aus, dass sich vielleicht bei diesen Thieren ein einfacherer Bau in der Zusammensetzung der Retina ergeben würde, aus dem sich vielleicht Schlüsse auf die komplizirteren Verhältnisse bei den Vögeln, Reptilien und Säugethieren ziehen lassen würden.

Wegen der Schwierigkeit, das gewünschte Material zu vorliegendem Studium zu verschaffen, mussten sich die Untersuchungen auf einzelne Familien und Arten beschränken; hierunter befindet sich: Perca fluviatilis (der Flussbarsch), Box salpa, Cyprinus carpio (der Karpfen), Pinca vulgaris (Schleie) und Barbus fluviatilis (Barbe).

In der Nomenklatur der Schichten der Retina wollen wir den klassischen Autoren, namentlich Schwalbe und Ranvier, folgen. Nur einige Neuerungen

---

1) M. Schultze: Archiv f. mikroskop. Anatom. Bd. II. S. 200. 1866.

2) W. Müller: Ueber die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbelthiere. Beiträge zur Anat. u. Physiol. als Festgabe Carl Ludwig zum 14. Okt. 1874. Heft II. 1875.

3) Reich: Hofmann-Schwalbe's Jahresbericht der Anatomie u. Physiol. f. 1873 u. 1875.

4) Hannover: La retine de l'homme et des vertébrés. 1876.

5) G. Denissenko: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XIX. 1881.

6) G. Retzius: Biologische Untersuchungen; Jahrgang I, 1881. Jahrgang II, 1882.

7) W. Krause: Die Retina. — II. Die Retina der Fische; Internat. Monatsschr. f. Histol. u. Anat. Bd. III. 1886.

scheinen mir zu einer klaren und leichten Darstellung doch nothwendig. Unsere Kenntniss von der Morphologie und der Bedeutung gewisser Elemente in der Retina haben sich in letzter Zeit gewaltig geändert, so dass einige Bezeichnungen von früher nicht mehr anwendbar sind, als da sind: retikuläre Schichten, Neurospongium, molekuläre Schichten, Spongioblasten, granulirte Schichten etc. Bezeichnungen, welche sich entweder nur auf den groben Bau der Retina anwenden lassen, oder welche irrthümliche Auffassungen über den Bau oder die Histogenese der Retina in sich schliessen.

Die folgende Nomenklatur soll vorläufig eine provisorische sein und beruht hauptsächlich auf der Morphologie.

Es hat dies das gute, dass die Bezeichnung nicht von vorn herein ein Vorurtheil über den Ursprung oder die Funktion der retinalen Elemente erweckt. Die Schichten sind von aussen nach innen folgende:

1. Epithel- oder Pigmentschicht.
2. Sehzellenschicht (Stäbchen und Zapfen).
3. Schicht der Körner der Sehzellen (äussere Körnerschicht).
4. Aeussere plexiforme Schicht (Zwischenkörner — äussere molekuläre — oder äussere retikuläre Schicht der Autoren).
5. Schicht der horizontalen Zellen (sternförmigen Zellen, konzentrische Zellen, corpuscules basals etc. der Autoren).
6. Schicht der bipolaren Zellen (ganglion retinae).
7. Schicht der amakrinen Zellen (siehe *) (Spongioblasten von Müller etc.).
8. Innere plexiforme Schicht (innere retikuläre oder innere molekuläre Schicht, Neurospongium, Plexus cerebralis retinae etc.).
9. Ganglienzellenschicht (ganglion nervi optici).
10. Optikusfasernschicht.

Die Müller'schen Zellen oder das Stützgewebe wollen wir gesondert betrachten, ebenso die Neuroglia- oder Spinnenzellen (C. en araignée). Die Membrana limitans externa und interna können nicht als gesonderte unabhängige Schichten angesehen werden, da sie nur die Grenzen der Müller'schen Stützfasern darstellen; ihr Studium schliesst sich also an das der letzteren an

Sehzellenschicht.

Die Stäbchen und Zapfen der Knochenfische sind bekanntlich von enormer Länge. Sie färben sich nicht mit Methylenblau, mit Ausnahme ihrer ellipsoiden Körper, welche eine dunkle Färbung annehmen, wie dies schon Dogiel bei der Retina der Ganoiden gefunden hat. Umgekehrt wirkt das Chromsilber sehr

---

* Anmerkung des Uebersetzers. Um die wenig passende Bezeichnung „Spongioblasten" zu vermeiden, hat R. y Cajal für die Spongioblasten Müller's den Namen „amakrine Zellen" vorgeschlagen und in folgendem angewendet. (α privativum, μακρος lang und ινος die Faser.)

intensiv auf die Sehzellen; aber es beschränkt sich fast ausschliesslich auf das Innenglied der Stäbchen und Zapfen.

Das Innenglied der Stäbchen ist sehr lang und sehr fein und gleicht durch seine Zartheit und seine varikösen Anschwellungen einer Nervenfaser. Oft findet sich in der Höhe der Körner der Zapfen, d. h. also fast an der Membrana limitans interna, eine sehr starke Varikosität (Taf. I, Fig. 1, *b*).

Das Innenglied der Zapfen ist sehr stark, unterscheidet sich also sehr von dem der Stäbchen. An seinem inneren Abschnitt, unmittelbar nach aussen von der Membrana limitans findet sich ein ellipsoider Kern, umgeben von einer zarten Schicht Protoplasma. Der Durchmesser des Zapfens nimmt nach aussen vom Kern aus zu, um sich danach wieder zu verringern (Taf. I, Fig. 1, *a*).

Schicht der Körner der Sehzellen.

Alle Kerne, welche man in dieser Schicht sieht, gehören den Fasern der Stäbchen an; die Zapfen betheiligen sich an dieser Schicht nur mit ihren Endfasern. Das Korn des Stäbchens ist sehr klein und gleicht darin dem der Säugethiere. Es besteht fast ausschliesslich aus einem eiförmigen oder ellipsoiden Kern, welcher auf den mit Chromsilber behandelten Präparaten kaffeebraun gefärbt erscheint. Die Fasern der Stäbchen sind sehr zart, varikös und gewunden, sie endigen in verschiedener Höhe im äusseren Abschnitt der benachbarten plexiformen Schicht in Form einer rundlichen oder unregelmässigen Anschwellung gänzlich frei und ohne Verzweigungen (Taf. I, Fig. 1, *c*).

Wenn man an einem mit Karmin gefärbten Schnitt die Gegend, wo sich die Endanschwellungen der Stäbchen treffen, genau betrachtet, so bemerkt man hier helle, granulirte Stellen, die manchmal wie Vakuolen aussehen. Diese helle Zone, die sich sehr gut von dem unteren Theil der äusseren plexiformen Schicht abhebt, könnte man die Schicht der Kügelchen der Stäbchen nennen.

Die Fasern der Zapfen sind viel dicker und geradlinier als die der Stäbchen (Taf. I, Fig. 1) und endigen tiefer unten, wie dies schon durch die klassischen Untersuchungen von M. Schultze bekannt ist, mit einer konischen Verdickung, an deren unterer Basis sich feine, variköse und gänzlich frei endigende Fortsätze befinden.

Die Basis oder der Fuss eines Zapfens senkt sich viel tiefer in die plexiforme Schicht ein als die Endanschwellungen der Stäbchen, und erreicht meistens die untere Grenze dieser Schicht. Man findet jedoch auch an dieser Stelle ausnahmsweise Endkügelchen von Stäbchen vor.

Aeussere plexiforme Schicht.

Diese Schicht besteht aus einem sehr komplizirten Plexus, welcher sich aus einem Gemenge von Protoplasmaausbreitungen und nervösen Endverzweig-

ungen zusammensetzt. Man kann hierin zwei Zonen unterscheiden: 1. die tiefe Zone; sie setzt sich zusammen aus den Füssen der Zapfen, den oberen Endbäumchen gewisser bipolarer Zellen und den Endverzweigungen aufsteigender nervöser Fibrillen; 2. die obere Zone; sie wird gebildet durch das Zusammentreffen der meisten Endkügelchen der Stäbchen mit den aufsteigenden Fortsätzen gewisser riesiger bipolarer Zellen (bipolare Zellen für die Stäbchen). Hierzu kommen noch die Verzweigungen, welche beiden Zonen gemeinsam sind; es sind dies die zahlreichen Aeste, welche aus den drei Reihen der horizontalen Zellen hervorgehen (subretikuläre Z. Sternzellen etc. der Autoren).

Schicht der horizontalen Zellen.

Die verhältnissmässig grossen Zellen dieser Schicht sind in drei übereinander gelagerte Zonen angeordnet, welche fast die äussere Hälfte der „Inneren Körnerschicht der Autoren" einnehmen. Wir wollen sie entsprechend der Lage, welche sie einnehmen, eintheilen in: äussere horizontale Zellen, mittlere horizontale Zellen und innere horizontale Zellen.

A. Aeussere horizontale Zellen (Taf. I, Fig. 2, *a*). Sie entsprechen der Membrana fenestrata von W. Krause und den mittleren konzentrischen Zellen von Schiefferdecker, sie liegen, zu einer schmalen Reihe zusammengedrängt, unmittelbar unter der äusseren plexiformen Schicht. Trotz mehrfacher Versuche mit Methylenblau ist es mir nicht gelungen, diese Zellen zu färben; dagegen glückte mir dies sehr schön mit der Golgi'schen Methode. Sie erscheinen auf Schnitten als schwarze, dicke, vierseitige oder unregelmässige Massen, deren nach aussen gerichtete Oberfläche kurze Ausläufer aussendet, welche nach oben hin aufsteigend und mit abgerundeten Endknöpfen in der darüber liegenden plexiformen Schicht endigen. Von dem seitlichen Rand dieser Zellen, oder von einem der am meisten peripher gelegenen Fortsätze geht ein feiner langer Zweig ab, den man als horizontal verlaufenden Achsencylinder betrachten kann (Taf. I. Fig. 2, *a*). Der Zweck dieses Nervenfortsatzes war mir aus meinen Untersuchungen nicht ersichtlich. Wenn ein Analogieschluss erlaubt ist, so möchte ich annehmen, dass er mit varikösen Verzweigungen frei in der plexiformen Schicht selbst endigt; denn so endigen, wie wir unten sehen werden, die nervösen Ausbreitungen denselben Zellen bei den Vögeln.

Die untere Fläche der horizontalen Zellen der ersten Lage sendet keine Fortsätze aus; jedoch sieht man stets aus ihren seitlichen Umrissen einige divergirende Zweige ausgehen, welche in schräger Richtung nach oben hin ziehen und sich in der darüberliegenden plexiformen Schicht verlieren. Diese Anhängsel geben diesen Zellen, wenn man sie von vorn ansieht, eine sternförmige Figur, die sehr gut von den Autoren beschrieben ist, besonders von H. Müller, W. Krause und Schiefferdecker.

Der innige Kontrakt, welcher zwischen den Rändern und den Ausläufern der äusseren horizontalen Zellen besteht, macht es unmöglich festzustellen, ob Anastomosen zwischen ihren Protoplasmafortsätzen vorhanden sind. Ich bin jedoch der Ansicht, dass die von Krause (als Membrana fenestrata) und Schiefferdecker beschriebenen Netze nur das beweisen, dass es unmöglich ist, auf Horizontalschnitten, die mit den gewöhnlichen Mitteln gefärbt sind, die Konturen der Protoplasmafortsätze zu unterscheiden. Die Umrisse der Ausläufer dieser Zellen sind sehr blass und unbestimmt angedeutet, verlaufen alle in einer Ebene und verschnüren sich eng untereinander in horizontaler Ausbreitung auf einem relativ kleinen Raum. Man möge überdies sich daran erinnern, dass bei den anderen Wirbelthieren die vollständige Unabhängigkeit dieser Zellen von einander leicht zu demonstriren ist, und auch bei den Knochenfischen ist kein Zweifel darüber möglich, dass wenigstens die aufsteigenden Protoplasmafortsätze, wie dies Taf. I, Fig. 2 zeigt, mit abgerundeten Knöpfen frei endigen.

Zwischen den Rändern der äusseren horizontalen Zellen bleiben Zwischenräume, um die äusseren Fortsätze der bipolaren Zellen durchzulassen, und um die aufsteigenden Aeste der horizontalen Zellen der zweiten Reihe aufzunehmen. Diese Räume sind von W. Krause schon beschrieben worden, der sie für Lücken in einer lortlaufenden granulösen Membran hielt. Auch Schwalbe[1]) und Schiefferdecker haben sie wohl gesehen und abgebildet.

B. Horizontale Zellen der zweiten Reihe oder mittlere h. Z. Sie liegen in einer fast kontinuirlichen Schicht unter den eben Geschilderten, an die sie sich durch ihre morphologischen Eigenschaften eng anschliessen. Der Körper dieser Zellen ist platter, als der der darüberliegenden; von seiner oberen Fläche und von seinen Seiten gehen 3, 4 oder eine grössere Anzahl dieser Fortsätze aus (Fig. 2, *b*). Nachdem diese zwischen den äusseren horizontalen Zellen hindurchgezogen sind, endigen sie mit kurzen absteigenden Verzweigungen, welche sich bis in den äussersten Theil der daranstossenden plexiformen Schicht erstecken. Diese Zweigelchen sind fingerförmig und scheinen sich in Kontakt zu setzen mit den Endkugeln der Stäbchen.

Ebenso wie bei den Zellen der ersten Reihe kann man oft einen feinen, langen, horizontal verlaufenden Fortsatz ohne Verzweigungen verfolgen, der ganz wie ein Nervenfortsatz aussieht; es gelang mir jedoch nicht den Modus, wie derselbe endet, mit Deutlichkeit klarzulegen.

Die mittleren horizontalen Zellen sind schon ziemlich gut von W. Krause, Retzius, Schwalbe, Reich und Schiefferdecker beschrieben und abgebildet worden, deren Beobachtungen hauptsächlich sich auf die Retina des

---

[1]) Schwalbe: Handbuch der gesammten Augenheilkunde von Graefe und Saemisch. Bd. I. 1874.

Hechtes erstreckten. Nach Krause sollen sich diese Zellen analog den äusseren horizontalen Zellen verbinden; dadurch, dass Verästelungen sich zu einem horizontalen, kontinuirlichen Netzwerk vereinigten, sollte die von diesem Autor sogenannte Membrana perforata entstehen.

Diese Perforationen, welche auf horizontalen Schnitten durch die Retina sehr deutlich zu sehen sind, entsprechen den Zwischenräumen, welche die Zellen für den Durchgang der peripheren Fortsätze der bipolaren lassen.

Aus dem, was eben auseinander gesetzt ist, geht hervor, dass die horizontalen Zellen als wirkliche nervöse Zellen zu betrachten sind. Bei den höheren Wirbelthieren kann man dies nach den schönen Untersuchungen von Dogiel, Tartuferi und meinen Erfahrungen als nachgewiesen betrachten, doch ist dieser Nachweis bei den Fischen noch nicht gelungen und es ist deshalb verständlich, dass Schiefferdecker diese Zellen noch in sein System des Stützgerüstes der Retina mit einrechnet unter dem Namen der konzentrischen, mittleren und inneren Zellen.

Bei den Ganoiden hat Dogiel[1]) das Vorkommen von rundlichen oder eiförmigen Zellen nachgewiesen, die über der äusseren plexiformen Schicht gelagert sind und die er subepitheliale Zellen nennt. Diese Zellen, welche offenbar den Ersatzzellen von Krause entsprechen, sind von Schiefferdecker bei den Knochenfischen gefunden worden, und er nimmt an, dass sie die äusserste Lage seines Stützzellensystems bilden (seine „äusseren konzentrischen Zellen"). Nach der neuesten Veröffentlichung von Dogiel[2]) sollen diese Zellen auch in der Retina des Menschen vorkommen und sie sollen nichts anderes darstellen, als versprengte bipolare Zellen. Mir war es nicht möglich, trotz vieler Färbungen mit den zwei Methoden von Golgi und von Ehrlich diese Zellen zu Gesicht zu bekommen; ich kann mich demnach nicht für ihr Vorkommen bei den Knochenfischen erklären. Dagegen sind sie sehr ausgedehnt und charakteristisch bei Fröschen und Reptilien ausgebildet.

C. Innere horizontale Zellen oder horiz. Zellen der dritten Reihe. Sie bilden dicke, langgestreckte Massen, die direckt über der Schicht der bipolaren Zellen gelegen sind. Ihre Gestalt ist spindelförmig oder halbmondförmig mit der Konkavität nach oben (Taf. I Fig 2, e, g, f). Gewöhnlich sendet der Zellkörper an zwei entgegengesetzten Enden zwei breite, grobe, horizontal verlaufende Fortsätze aus, welche sich weit hin erstrecken. Im Anfang sind diese Fortsätze konisch und besitzen abwechselnd Verdickungen und Verschmälerungen, je mehr sie sich jedoch von dem Zellkörper entfernen, um so zarter und dünner werden sie ganz allmählich. Der eine der Fortsätze durch-

---

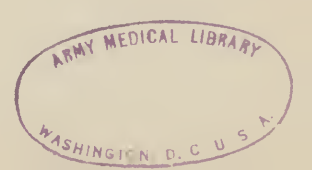
[1]) Dogiel: Die Retina der Ganoiden; Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXII. 1883.

[2]) Dogiel: Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen; Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVIII.

läuft eine lange Strecke, nimmt das Aussehen eines Achsencylinders an, und nähert sich allmählich der äusseren plexiformen Schicht, wo er zu endigen scheint. Der andere Fortsatz nimmt einen gleichmässigen mehr oder weniger horizontalen Verlauf, theilt sich nochmals in zwei Aeste und begiebt sich auch in die Gegend der plexiformen Zone, wo er auf eine noch nicht ermittelte Art endigt. Seines groben und rauhen Aussehens halber scheint mir dieser Fortsatz ein Protoplasmazweig zu sein. Manchmal weist dieser Protoplasmazweig ganz nahe an seinem Ursprung eine ovale Verdickung auf, die dem Zellkörper ähnlich ist. Man möchte sagen, dass es sich um einen Körper mit zwei Kernen handelt (Taf. I Fig. 2, *f*).

Die spindelförmigen Zellen sind bei den Knochenfischen massenhaft vorhanden und bilden eine Schicht von plexiformem Aussehen, die von hellen Vakuolen durchsetzt ist und von horizontalen Fasern durchlaufen wird. Dieses fibrilläre Aussehen ist den früheren Autoren nicht entgangen; von M. Schultze und Schwalbe wird es erwähnt, und zu der Deutung dieser Erscheinung nehmen sie an, dass über den Spongioblasten ein nervöser Plexus gelegen sei, der in Verbindung mit den Fäden stehe, die von den Stäbchen und Zapfen ausgingen. W. Krause, dem besonders die unregelmässigen Vakuolen auffielen, welche die kontinuirliche Schicht der Körner unterbrechen, bezeichnete diese Stelle der Retina als Stratum lacunosum. Schiefferdecker gebührt das Verdienst, zuerst diese spindelförmigen Zellen gesehen und ihre morphologischen Eigenschaften erkannt zu haben. Er betrachtet sie als eine Varietät der Stützzellen, die sich besonders durch den Mangel an Kernen charakterisirten (kernlose konzentrische Zellen). Die spindelförmigen Zellen, so wie sie von Schiefferdecker abgebildet sind, entsprechen sehr gut denen, deren Färbung mit Chromsilber mir bei den Cypriniden und Perciden gelungen ist; ich möchte sie jedoch nicht zu den Elementen des Stützgerüstes rechnen, da, wie oben bemerkt, sie ja einen Achsencylinder besitzen und ausserdem die morphologischen Eigenschaften der Neurogliazellen ihnen fehlen. Ich glaube ferner, dass es durch irgend eine Zufälligkeit Schiefferdecker nicht gelungen ist, den Kern zu färben, denn es wäre recht merkwürdig, wenn in der Retina nervöse Elemente ohne Kern vorkommen sollten, während alle Nerven- und Neuroglia-Körper, welche wir sonst kennen, einen solchen besitzen. Uebrigens ist es nicht schwer, mit der Golgi'schen Methode schöne Färbungen dieser Kerne zu erhalten; man sieht sie in solchen Fällen, ebenso wie bei den anderen Zellen, z. B. bei den bipolaren Zellen, in Form eines rundlichen, central gelegenen Körpers, ohne schwarze Niederschläge.

Diese drei Reihen von horizontalen Zellen, welche eben beschrieben sind, bilden keine Eigenthümlichkeit der Fische; man findet sie, wie W. Krause und Schiefferdecker nachgewiesen haben, mit grösseren oder geringeren Modifikationen bei fast allen Vertebraten. Indessen stehen die Säugethiere hierin den Fischen am nächsten, denn in der Retina des Menschen, des Hundes, des Kalbes etc. kommen dieselben drei Lagen von groben horizontalen Zellen



vor. Bei den Säugethieren ist es nur recht schwierig, diejenigen Zellen zu bezeichnen, welche den spindelförmigen Zellen der Fische entsprechen.

Wozu dienen diese horizontalen Zellen der Retina? Bei dem heutigen Standpunkt unseres Wissens ist jedenfalls alles, was man darüber behaupten kann, etwas voreilig. Aber, wenn mir eine Vermuthung erlaubt ist, so möchte ich annehmen — unter der Voraussetzung, dass die Achsencylinder dieser Zellen mit frei sich verlierenden Verzweigungen direkt unterhalb der Stäbchenfüsse endigen (und diese Art von Endigung ist, wie wir unten sehen werden, bei den Vögeln und Säugethieren schon sichergestellt) — dass diese Elemente dazu bestimmt sind, die transversale Verbindung der Sehzellen zu vermitteln. Es würde z. B. eine jede horizontale Zelle aus der ersten Reihe eine kleine Gruppe von Stäbchen und Zapfen mit einer anderen solcher Gruppen in einer mehr oder geringer grossen Entfernung verbinden. Die Zellen in der zweiten und die in der dritten Lage würden eine analoge Funktion haben, aber da sie einen längeren Achsencylinder besitzen, würde durch sie die Verbindung zweier Gruppen von Stäbchen und Zapfen über eine weit grössere Strecke hin übermittelt.

Schicht der bipolaren Zellen.

Meine Untersuchungen über die bipolaren Zellen liessen mich eine Thatsache von einiger Wichtigkeit feststellen, nämlich die, dass bei den Knochenfischen zwei Arten von bipolaren Zellen vorhanden sind: 1. riesige bipolare Zellen, die speziell mit den Stäbchen in Verbindung stehen; 2. kleine bipolare Zellen, welche Beziehung zu den Zapfen haben. Beide Arten von Zellen färben sich sowohl mit Chromsilber als mit Methylenblau.

A. Die riesigen bipolaren Zellen. Es sind dies sehr starke, spindelförmige Zellen, die zusammen mit denjenigen der kleineren Bipolaren eine dichte, etwas unregelmässige Schicht bilden, die über den Spongioblasten der Autoren gelegen ist. Sie besitzen zwei Fortsätze: einen aufsteigenden und einen absteigenden.

Der aufsteigende Fortsatz ist von beträchtlicher Dicke und von unregelmässigem Aussehen. Er steigt fast in gerader Richtung bis zu der äusseren plexiformen Schicht auf, dort löst er sich in einen sehr dichten Büschel auf, dessen Fasern sich noch mehrfach verzweigen und schliesslich mit kleinen Endknötchen zwischen den Kügelchen der Stäbchen frei endigen (Figur 1 *j*).

Da der Endbüschel des aufsteigenden Astes oft sehr stark entwickelt und ausgedehnt ist, so kann eine einzige bipolare Zelle eine grosse Anzahl von Stäbchenfüssen umfassen und die Impulse dieser Stäbchen somit in sich vereinigen. Einige bipolare Zellen bilden einen so geringen oberen Endbüchel,

dass er kaum mit vier bis neun Stäbchen in Berührung kommen kann, dagegen finden sich andere, deren aufsteigender Büschel 20 bis 25 Stäbchen umgreift.

Der absteigende Fortsatz ist im Vergleich zu dem der kleinen bipolaren Zellen ebenfalls sehr dick. Er steigt in beinahe gerader Linie bis zu dem unteren Rande des inneren plexiformen Lagers herab, wo er mit konischem Fussstück endigt, dessen nach unten gerichtete Basis sehr unregelmässig und oft mit seitlichen, varikösen, dicken Auswüchsen versehen ist (Figur 1, *f*). Diese Fussstücke passen sich unmittelbar der mehr oder weniger buchtigen Oberfläche der Ganglienzellen an, oder den Seiten der dicken aufsteigenden Stämme dieser letzteren und bilden so mit ihnen ein inniges Gefüge. Dieser interessante Zusammenhang lässt sich auf gut gelungenen Schnitten sehr schön beobachten.

Die grösste Anzahl derjenigen riesigen bipolaren Zellen, deren ganzer Verlauf zu verfolgen mir gelang, endigten an der oben erwähnten Stelle, also direkt über den Ganglienzellen; manchmal konnte ich jedoch auch einzelne solcher Zellen bemerken, deren Fuss in einer mehr nach aussen gelegenen Schicht aufhörte (Figur 1, *i*).

Es ist sehr schwer zu bestimmen, welcher Art von Ganglienzellen die Füsse der riesigen bipolaren Zellen sich aufsetzen; es scheint mir indessen, dass sie zu der „grossen“ oder „mittleren“ Art von Ganglienzellen gehören (Fig. 1, *h*).

Diejenigen bipolaren Zellen, deren obere Büschel klein sind, weisen auch unten einfachere und weniger umfangreiche Füsse auf.

B. Die kleinen bipolaren Zellen. Ihr Körper ist klein, spindelförmig oder oval, und besitzt eine dünne Schicht Protoplasma um den Kern. Auch diese Zellen besitzen zwei Fortsätze: einen aufsteigenden und einen absteigenden.

Der aufsteigende Ast ist sehr zart und oft gewunden; er steigt zwischen den darüberliegenden horizontalen Zellen in die Höhe und erreicht die äussere plexiforme Schicht, wo er sich in ein Bündel von eleganten zarten Fibrillen flach aufsplittert. Diese Fibrillen sind sehr lang und verlaufen ganz gerade (Fig. 1, *e*). Sie bilden mit einander einen horizontalen, mässig dichten Plexus, der an der unteren Grenze der äusseren plexiformen Schicht gelegen ist, direkt unter den Fussenden der Zapfen, mit welchen die Fibrillen sich innig zu berühren scheinen.

Durch die Zartheit und die lange Ausdehnung dieser Fibrillen, sowie durch den ganz horizontalen Verlauf in den tiefsten Lagen der äusseren plexiformen Schicht wird es leicht möglich, die Büschel dieser kleinen bipolaren Zellen, welche für die Zapfen bestimmt sind, von denjenigen der riesigen bipolaren Zellen, welche für die Stäbchen bestimmt sind, zu unterscheiden.

Der absteigende Ast ist gleichfalls schwach und gewunden, er durchzieht die Reihen der amakrinen Zellen oder der Spongioblasten der Autoren.

In verschiedener Höhe der äusseren plexiformen Schicht bildet sich eine End verzweigung mit kurzen, dicken varikösen Aesten, welche vollständig frei aufhören (Fig. 1, *g*).

Manchmal sendet der absteigende Ast, wie z. B. bei den Fröschen, Reptilien und den Vögeln, einige kurze und knotige kollaterale (seitliche) Zweige ab, welche sich in einer der höheren Lagen ausbreiten. In Bezug auf die Ausdehnung des oberen Büschels der bipolaren Zellen, kann man zwei Varietäten unter diesen Zellen unterscheiden:

1. Solche Zellen, deren Büschel eine so beträchtliche Ausdehnung besitzt, dass er mit einer grossen Anzahl von Zapfenfüssen (20—30) in Kontrakt steht.
2. Solche Zellen, deren Büschel so klein sind, dass sie kaum die Füsse von 3 bis 4 Zapfen berühren.

Aus dem eben Gesagten geht hervor, dass die specifische Erregung der Stäbchen und Zapfen bei ihrer Weiterleitung durch die bipolaren Zellen mehr oder weniger konzentrirt wird, da eine einzige bipolare Zelle wegen der grossen Ausdehnung ihres oberen Büschels die Erregung einer mehr oder weniger grossen Anzahl von Stäbchen und Zapfen aufnimmt und weiterleitet.

Sternförmige Zellen mit kleinem Körper. In der Schicht der Spongioblasten selbst und etwas über derselben gelegen, habe ich Zellen angetroffen, deren morphologische Eigenschaften es erfordern, dass die Zellen als eine gesonderte Klasse von retinalen Elementen betrachtet werden (Taf. I, Fig. 4, *a*, *b*, *d*).

Es handelt sich um sehr kleine, etwa 6—10 μ grosse, sternförmige, dreieckige oder rundliche Zellen deren Körper eine grosse Anzahl Fortsätze aussendet. Man kann unter letzteren unterscheiden: aufsteigende, absteigende und horizontale Fortsätze.

Die aufsteigenden Fortsätze sind sehr dünn, und haben durch ihre Zartheit und ihre variköse Gestalt ganz das Aussehen von Achsencylindern. Sie steigen in Windungen bis zur äusseren plexiformen Schicht auf, wo sie frei endigende, variköse, horizontal verlaufende Verzweigungen bilden. Die letzten Ausläufer ihrer Verzweigungen sind in dem unteren Theil der plexiformen Schicht gelegen, unterhalb der Zapfenfüsse, und vermengen sich mit dem von den Büscheln der kleinen bipolaren Zellen gebildeten Plexus.

Die absteigenden Fortsätze, etwa 2, 3 bis 4 an der Zahl, scheinen mir ihrer relativen Dicke und ihrer regelmässigen Konturen halber Protoplasma-Fortsätze zu sein. Sie ziehen zuerst nach abwärts bis zur inneren plexiformen Schicht, welche sie in mehr oder weniger schiefer Richtung durchsetzen und endigen in dieser Schicht als freie Endanschwellungen. Auch sieht man nicht selten diese Fortsätze sich in dieser Schicht nochmals verzweigen. Einige dieser sekundären Zweige haben einen nur kurzen Verlauf, und begeben sich zur oberen Partie der inneren plexiformen Schicht; andere dagegen sind recht lang und erreichen oft die untere Grenze dieser Schicht (Taf. I, Fig. 4, *h*).

Die horizontalen Fortsätze gehen oft von einem gemeinsamen Stamm aus und imponiren mir ihrer Dicke wegen als Protoplasma-Fortsätze. Sie verlaufen zuerst horizontal, steigen dann bald aber nach oben an; sie werden in ihrem Verlaufe immer zarter, variköser und endigen in der äusseren plexiformen Schicht mit horizontalen Verzweigungen. Währenddem sie über den amakrinen Zellen hinziehen, senden sie einige aufsteigende sehr zarte Fibrillen aus, welche wie Endzweige aussehen, d. h. sie lösen sich unter den Fussenden der Stäbchen und Zapfen in variköse frei endigende Aufsplitterungen auf. Manchmal biegt sich ihr Endzweig, anstatt aufzusteigen, um, wendet sich nach abwärts und verliert sich ebenfalls in der inneren plexiformen Schicht.

Obwohl wir noch nicht im Stande sind, diese unregelmässigen Zellen sicher zu klassifiziren, neige ich doch der Ansicht zu, dass sie eine Varietät der kleinen bipolaren Zellen „die für die Zapfen bestimmt sind" darstellen. Immerhin bekommen diese Zellen dadurch, dass die aufsteigenden Fortsätze ganz das Aussehen von Nervenfasern haben, während die absteigenden mehr Protoplasmafortsätzen ähneln, dass ferner diese letzteren Fortsätze durch die Unregelmässigkeit, mit der sie aufsplittern, so gar nicht an die Füsse der grossen oder kleinen bipolaren Zellen erinnern, einen ganz eigenthümlichen Charakter durch den sie sich von allen anderen retinalen Nervenzellen unterscheiden.

Schicht der amakrinen Zellen oder der Spongioblasten von Müller.

Man findet bei den Knochenfischen dieselben Arten von Spongioblasten, welche ich schon früher bei den Batrachiern, den Reptilien und den Säugethieren beschrieben habe. Sie lassen sich, wie dies auch Dogiel bei den Ganoiden gethan hat, streng in zwei Klassen eintheilen: 1. die eigentlichen nervösen Zellen, 2. die amakrinen Zellen, oder die Zellen ohne Achsencylinder (eigentliche Spongioblasten).

I. Nervöse Zellen. Nach Dogiel sollen diese Zellen einen mitralisförmigen Körper haben, und mit horizontalen Protoplasmafortsätzen und einem Nervenfortsatz versehen sein, welch letzterer durch die innere plexiforme Schicht hindurch nach unten zieht und in eine Optikusfaser übergeht. Es gelang mir jedoch trotz aller Anstrengung nicht, diese Zellen zu färben, weder bei den Cypriniden noch bei den Perciden. Bei meinen ersten Versuchen glaubte ich dieselben, wenn auch unvollkommen gefärbt wahrnehmen zu können, doch durch fortgesetzte Studien bin ich gezwungen anzunehmen, dass die mitralisförmigen Zellen, welche ich damals wahrzunehmen glaubte, diffuse amakrine Zellen waren.

II. Amakrine Zellen. Sie bilden, wie Dogiel gezeigt hat, eine besondere Art von Nervenzellen ohne Achsencylinder. Ihre Ausläufer können weder als funktionelle, noch als protoplasmatische Fortsätze betrachtet werden.

Man kann die amakrinen Zellen mit den Körnern des Bulbus olfactorius vergleichen, bei denen ebenfalls die beiden Arten von Ausläufern, welche die Nervenzellen charakterisiren, nicht von einander verschieden sind. Sie gleichen auch den Neuroblasten von His, das heisst primordialen, nervösen Zellen, welche nach Art der Ganglienzellen der Invertebraten ihren embryonalen Zustand sich bewahrt haben.

Es wäre möglich, die amakrinen Zellen nach der Form und Anzahl ihrer Fortsätze zu klassifiziren, jedoch scheint es mir rationeller, sie nach der Art ihrer Endigungen und der Lage ihrer unteren Verzweigung in der inneren plexiformen Schicht zu unterscheiden. Es entstehen auf diese Weise zwei Gruppen: Amakrine Schichtenzellen und Diffuse amakrine Zellen (cf.*). Die Ersteren breiten ihre flachen Verzweigungen in bestimmten Lagen der inneren plexiformen Schicht aus, während die der zweiten Gruppe ihre Endzweige durch die ganze oder fast die ganze Dicke der ebengenannten Schicht vertheilen.

A. Diffuse amakrine Zellen. Es giebt unter diesen Zellen zwei Varietäten: 1. Euterförmige Zellen, von kleiner Gestalt, mit einem aufsteigenden Ast, der sich sehr bald in sehr zahlreiche vertikal verlaufende, sehr variköse und gewundene Fäden auflöst, die beinahe die Schicht der Ganglienzellen erreichen (Taf. I, Fig. 5, *M. L*) und dort frei mit einer Anschwellung endigen. Manchmal bilden diese absteigenden Fäden im Niveau bestimmter Unterschichten, besonders gern in der dritten Unterschichte, sehr bedeutende, grob aus-

* Anmerkung des Uebersetzers. Da das von Cajal neu geschaffene Wort schwer im Deutschen exakt wiederzugeben ist und ich nach meiner und meiner Freunde Erfahrung weiss dass auch die anatomische Vorstellung der neu aufgefundenen Verhältnisse in der inneren plexiformen Schicht nicht leicht ist, dürfte vielleicht folgende kurze Erläuterung am Platze sein: Die Cellulas stratificadas, Cellules stratifiées Cajal's wollen wir Schichtenzellen nennen, genauer Schichten bildende Zellen oder Zellen, deren Verästelungen sich schichtenförmig ausbreiten. Cajal versteht darunter Zellen, deren Stamm oder Fortsatz eine mehr oder weniger weite Strecke in die innere plexiforme Schicht hineinragt und in verschiedener Höhe in eine in der Fläche ausgebreitete Verzweigung zerfällt. Diese in verschiedenem Niveau so gebildeten étages d'arborisations bilden miteinander wieder besondere Schichten (konzentrische Plexus), die wir zum Unterschied von den schon bekannten retinalen Schichten die Unterschichten der inneren plexiformen Schicht nennen wollen. Solcher Unterschichten sind meist fünf vorhanden.

Es giebt: 1. C. monoestratificadas = Einschichtige Zellen oder in Einer Unterschicht sich verästelnde Zellen;

2. C. bi- und poliestratificadas = Mehrschichtige Zellen oder in zwei oder mehr Unterschichten sich verästelnde Zellen.

Schichtenzellen kommen vor: 1. unter den amakrinen Zellen (Spongioblasten) ihr Stamm steigt nach unten ab und verästelt sich in verschiedener Höhe in der inneren plexiformen Schicht; 2. unter den Ganglienzellen, ihr Stamm steigt nach oben auf und verästelt sich in derselben Höhe, so dass beide Verästelungen zusammentreffen.

Den Schichtenzellen stehen gegenüber die Cellulas diffusas = diffus sich verästelnden Zellen.

sehende Varikositäten. Bei der als N auf Fig. 5 abgebildeten Zelle zieht der absteigende Büschel schräg nach unten und seine Fäden reichen abwärts bis zu der vierten und fünften Unterschicht der inneren plexiformen Schicht. 2. Multipolare Zellen, deren sehr feine und wenig verzweigte Fortsätze schräg durch die plexiforme Schicht ziehen und in verschiedener Höhe dieser Schicht, ganz besonders gern aber in der fünften Unterschicht oberhalb der Ganglienzellen endigen (Fig. 2, *B*).

B. Amakrine Schichtenzellen. Vor der Beschreibung dieser Zellen müssen wir auf einige Details in der Zusammensetzung der inneren plexiformen Schicht eingehen. Alle Autoren haben das Vorkommen von bestimmten granulös aussehenden, konzentrischen Streifen in bestimmten Abständen in der plexiformen Schicht erwähnt, aber eine Deutung dieser Streifen ist den Gelehrten lange Zeit nicht möglich gewesen. Indessen hatte schon Rauvier[1]) vermuthet, dass diese granulösen Linien den optischen Durchschnitt verschiedener konzentrischer Plexus darstellten, die von den Fortsätzen der Spongioblasten und denen der Ganglienzellen in der inneren retikulären Schicht gebildet würden. Dogiel gebührt das Verdienst, mit Hülfe der Ehrlich'schen Methode bei den vier Klassen der Wirbelthiere: den Fischen, Fröschen, Reptilien und Vögeln diese Vermuthung als richtig nachgewiesen zu haben. Es gelang mir dann ebenfalls, mit Hülfe der Golgi'schen Methode bei den Vögeln diese Thatsache nachzuweisen[2]), und neuerdings ist sie auch bei den Säugethieren von Baquis[3]) und von Dogiel[4]) selbst beschrieben worden.

Wenn jedoch auch alle Autoren, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, das Vorkommen von horizontalen Plexus in dieser Schicht nun zugeben, so stimmen sie über die Zahl solcher Plexus doch noch keineswegs überein. So erwähnt Dogiel in seiner Arbeit über die Retina der Vögel deren drei, wovon der erste an der äusseren Grenze der inneren plexiformen Schicht gelegen sei, der zweite in dem oberen Drittel, und der dritte fast an der unteren Grenze dieser Schicht. In meiner ersten Arbeit über die Retina (der Vögel) habe ich vier solche Plexus unter dem Namen der plans oder étages d'arborisations beschrieben, aber nach einigem Zögern kann ich nunmehr deren fünf zugeben, wovon drei mitten in der plexiformen Schicht gelegen sind, und zwei (ein oberer und ein unterer) an den Grenzen derselben. Es könnte aber wohl sein, dass eine noch grössere Anzahl Plexus vorhanden ist, zumal in der Retina der Reptilien und der Fische, wo die innere plexiforme Schicht besonders dick und entwickelt ist. Die Zahl der Plexus scheint der Anzahl und der Kleinheit der bipolaren Zellen zu entsprechen, je kleiner und zahlreicher die bipolaren Zellen

---

1) Ranvier: loc cit. p. 978.

2) Cajal: Anat. Anzeiger 1889 No. 4.

3) C. Baquis: Sulla retina della faina; Anat. Anzeiger 1890 Nr. 13 u. 14.

4) Dogiel: Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXXVIII, 1891.

bei einem Thiere sind, um so mehr Plexus pflegen vorhanden zu sein. Die fünf Plexus sind sehr schwer bei den Knochenfischen und bei den Säugethieren nachzuweisen, weil sie sehr nahe aneinander liegen und weil der fünfte in den peripheren Schichten der Retina mehr oder weniger atrophisch zu werden scheint.

Jeder horizontale Plexus der inneren plexiformen Schicht besteht aus zwei Lagen, die mehr oder weniger dichte Verzweigungen aufweisen, in der ersten oder der oberen Lage treffen die Verästelungen der schichtenbildenden Spongioblasten zusammen; die zweite, untere, setzt sich aus den Protoplasmaverzweigungen der schichtenbildenden Ganglienzellen zusammen. Mir scheint es sehr wahrscheinlich, dass die unregelmässigen Fussenden der bipolaren Zellen zwischen diesen zwei Lagen gelegen sind, mit Ausnahme derer, die, wie oben gezeigt worden ist, in Verbindung mit der oberen Fläche der Ganglienzellen stehen. Die Grenzflächen aller konzentrischen Schichten sind innig untereinander verbunden, sei es durch die Müller'schen Fasern, sei es durch zahlreiche unregelmässige, divergente Fasern, die von den nicht schichtenbildenden amakrinen und Ganglienzellen kommen.

Entsprechend der Höhe, in der die verschiedenen amakrinen Zellen sich in der inneren plexiformen Schicht verästeln, kann man diese Zellen eintheilen in amakrine Schichtenzellen der ersten, zweiten, dritten, vierten und fünften Unterschicht.

a) Amakrine Zellen der ersten Unterschicht. Ich habe deren zwei Haupttypen gefunden: 1. halbkugelförmige oder halbmondförmige, sehr voluminöse Zellen, aus deren Umrissen man einige dicke divergirende Zweige hervorgehen sieht, die sich bald verästeln, und ausschliesslich in der äusseren Hälfte der ersten Unterschicht endigen (Fig. 5, *A*, *B*); 2. kubische oder halbmondförmige Zellen, die sehr ausgedehnte und dünne Fortsätze besitzen, welche aus der Peripherie des Protoplasmas hervorgehen und ohne Theilungen einzugehen sich über weite Strecken hin verfolgen lassen (Fig. 2, *A*).

b) Amakrine Zellen der zweiten Unterschicht. Auch hierin findet man zwei Varietäten: 1. euterförmige Zellen mit einem absteigenden Ast, der sich in der zweiten Unterschicht in variköse gewundene Zweige zertheilt; 2. etwas grössere, polygonale oder euterförmige Zellen, die, ebenfalls wie die vorhergehenden, einen absteigenden Arm besitzen, der an der Grenze der zweiten Unterschicht eine flache Verzweigung mit langen sehr feinen und fast geradlinigen Fäden bildet (Fig. 5, *C*). Die Fäden erinnern durch ihre Feinheit und die Zartheit ihrer Konturen an die feinen Achsenzylinder im Kleinhirn (parallele Fibrillen der Körner). Diese eigenthümlichen Zellen mit stern- oder strahlenförmigem Büschel finden sich übrigens bei allen Wirbelthieren.

c) Amakrine Zellen der dritten Unterschicht. Man kann deren zwei Hauptarten erkennen: Die einen wollen wir die grossen, die anderen die

kleinen Zellen nennen. Die grossen Zellen sind euterförmig (Fig. 5, *D*). Sie besitzen einen dicken absteigenden Ast, der eine flache Verzweigung eingeht mit strahlenförmigen, dicken und wenig zahlreichen Zweigen. Die kleinen Zellen sind ebenfalls euterförmig, mit einem relativ schlanken unteren Ast, der im Niveau der dritten Unterschicht eine elegante strahlenförmige Zertheilung aufweist, ganz gleich derjenigen, welche oben (zweite Varietät der zweiten Unterschicht) beschrieben ist, das heisst also, dass die Ausstrahlung aus sehr feinen langen Fädchen besteht, welche unabhängig von einander und frei endigen.

d) Amakrine Zellen der vierten Unterschicht. Man findet hier gleichfalls zwei Typen: 1. riesige Zellen mit starken Zweigen (Fig. 5, *H*), 2. kleine Zellen mit einem schlanken Ast, der sich in eine Anzahl von geraden varikösen Fäden auflöst (Fig, 5, *O*). Manchmal erscheint der letztere Typus, was die Grösse anbelangt, ebenso voluminös als der erstere (Fig. 5, *F*).

e) Amakrine Zellen der fünften Unterschicht. Ich habe in dieser Schicht drei Zelltypen aufgefunden, von denen zwei genau den in den anderen Unterschichten beschriebenen entsprechen. Das heisst also. man findet den Riesentypus mit dicken aber wenigen Endzweigen (Fig. 5, *I*) und einen Typus von weniger grossen Zellen mit sehr reichlichen, langen und feinen Endzweigelchen (Fig. 5, *G*). Die dritte Art ist gewöhnlich multipolar (Fig. 2, *B*) entsendet eine stattliche Anzahl schräg absteigender Zweige, die grösstentheils in der fünften Unterschicht endigen, indem sie sich dort verästeln und frei auslaufen. Nicht selten ziehen einzelne Zweige dieser Zellen auch zu anderen Unterschichten.

Zweischichtige amakrine Zellen (C. biestratificadas). Man findet manchmal riesige oder doch recht grosse, birn- oder halbmondförmige Zellen, die ausser ihrer flachen Endverzweigung in der 3., 4. oder 5. Unterschicht auch noch Zweige zur ersten Unterschicht entsenden (Fig. 2, *C*) Es scheint manchmal, als wenn ausserdem noch von diesen Zellen andere Zweige in die zwischen zwei Unterschichten gelegene Zwischenräumen zögen, was den mehrschichtigen Zellen den Charakter von diffus sich verästelnden Zellen giebt.

Innere plexiforme Schicht.

Diese Schicht setzt sich, wie dies schon oben auseinander gesetzt worden ist, wesentlich aus dem Gemenge und den Verschnürungen von vier Arten von Endverzweigungen zusammen: 1. Den Protoplasmaverzweigungen der Ganglienzellen; 2. den untern Büscheln der bipolaren Zellen; 3. den Endverzweigungen der amakrinen Zellen; 4. den seitlichen Anhängen der Müller'schen Fasern.

Zellen der inneren plexiformen Schicht. Auf dünnen Schnitten durch die Retina der Knochenfische, welche mit Karmin oder mit Hämatoxilin

gefärbt sind, bemerkt man hier und dort eiförmige oder elliptische Kerne umgeben von einem dreieckigen oder spindelförmigen Protoplasmakörper. Diese Zellen sind schon von mehreren Autoren bei den höheren Wirbelthieren gesehen worden, so von Nagel[1]), H. Müller[2]), Ritter[3]), Golgi und Manfredi[4]), Borysiekiewicz[5]) etc. Doch sind die Gelehrten über die Natur dieser Zellen sehr verschiedener Ansicht; denn, während die Einen sie als Neurogliakörper betrachten, halten die Anderen sie für Ganglienzellen.

Glücklicherweise findet man auf Schnitten, welche mit Chromsilber imprägnirt sind, die Zellen manchmal sehr schön gefärbt. Ihre Eigenschaften sind, wie dies aus Figur 2, *D* hervorgeht, denen der Spongioblasten sehr ähnlich; ihr Zellleib ist von dreieckiger oder spindelförmiger Form und liegt im Niveau einer der Unterschichten der inneren retikulären oder plexiformen Schicht. Von den Ecken oder Polen des Protoplasmakörpers gehen zwei, drei oder auch eine viel grössere Anzahl von Protoplasmafortsätzen aus, welche sich mehrmals verzweigen und sich hauptsächlich in der dritten und der fünften Unterschicht ausbreiten. Bei Zelle *D* bemerkt man, dass die letzten Zweigelchen mehr und mehr dünn und zart werden und so Nervenfasern gleichen und dass sie über die plexiforme Schicht nicht hinausgehen, sondern alle in ihr frei endigen.

Ganglienzellenschicht.

Die Zellen dieser Schicht scheinen ausnahmslos zu den Elementen mit langem Achsencylinder zu gehören (motorische Zellen nach Golgi). Der Achsencylinder steigt, wie dies schon mehrere Autoren nachgewiesen haben, immer bis zur Schicht der Sehnervenfasern hinab, um sich mit einer dieser Fasern zu verbinden. In dem langen Verlaufe dieser Achsencylinder in der Nervenfaserschicht nimmt man niemals collaterale Zweige (seitliche Nebenästchen) oder frei nach oben steigende Verzweigungen wahr. Besonders auf horizontalen Schnitten, welche mit Methylenblau gefärbt sind, kann man dies sehr schön sehen.

Die Protoplasmafortsätze sind meistens aufsteigend und endigen in verschiedener Höhe in der inneren plexiformen Schicht; sie endigen dort frei und verschnüren sich mit den absteigenden Verzweigungen der Spongioblasten.

Nach Form und Lage ihrer Protoplasmaverzweigungen kann man die Ganglienzellen in drei Gruppen eintheilen: A. Einschichtige Zellen (C. monoestratificadas) d. h. solche Zellen, deren Endverzweigung sich nur in einer der Unterschichten oder Plexus dieser Schicht ausbreitet; B. mehrschichtige Zellen (C. poliestratificadas), d. h. Zellen, welche zu

[1]) Nagel: Graefe's Archiv, Bd. VI.
[2]) H. Müller: Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. VIII, 1857.
[3]) Ritter: Die Struktur der Retina etr. Leipzig 1864.
[4]) Golgi u. Manfredi; In Schwalbe's Artikel im Handbuch von Graefe-Saemisch. Bd. I.
[5]) Soc. cit.

mehreren Unterschichten oder Plexus sich verzweigende Protoplasmafortsätze entsenden; C. diffuse Zellen (C. diffusas) d. h. Zellen, deren aufsteigende Verzweigungen keinen Plexus in einer bestimmten Unterschicht bilden, sondern sich diffus meist durch die ganze Dicke der Schicht erstrecken.

A. Einschichtige Ganglienzellen. Entsprechend derjenigen von den fünf Unterschichten, in welcher die Ganglienzellen ihre Protoplasmaverzweigungen ausbreiten, kann man einschichtige Ganglienzellen der ersten Unterschicht, der zweiten Unterschicht und so weiter unterscheiden.

a) Zellen der ersten Unterschicht (Fig. 6, *M* u. *G*). Ich konnte hierin zwei Varietäten feststellen: 1. grosse, halbmondförmige Zellen, von deren oberer Fläche zwei oder drei dicke Fortsätze ausgehen, die nach oben ziehen und sich in der ersten Unterschicht verzweigen (*M*), 2. multipolare Zellen von mittlerer Grösse deren aufsteigende, ziemlich schlanke Fortsätze in der ersten Unterschicht einen varikösen und sehr reichen Plexus bilden (*G*).

b) Zellen der zweiten Unterschicht. Die Zellen dieser Art, welche ich beobachtet habe, sind auf Figur 6, *J* u. *L* dargestellt; sie besitzen eine mittlere Grösse und senden einen oder mehrere aufsteigende Aeste ab, welche sich mehr und mehr in der zweiten Unterschicht verzweigen und so hier einen horizontalen, ziemlich lockeren Plexus bilden. Die letzten Aestchen erscheinen oft als kleine Anhängsel oder seitlich aufsitzenden „Dornen“ (Epines collaterales). Es haben nicht alle Zellen dieselbe Grösse, man kann in dieser Hinsicht wohl zwei Varietäten unterscheiden: eine kleine (Fig. 6, *I*) und eine mittlere Zellvarietät (Fig. 6, *L*). Vielleicht kommt auch noch eine grosse Zellart vor mit dichter Endverzweigung, wie ich sie bei den Vögeln, Reptilien und Säugethieren gefunden habe.

c) Zellen der dritten Unterschicht. Sie sind von birnförmiger Gestalt und besitzen nur einen aufsteigenden Fortsatz, welcher bis zur dritten Unterschicht aufsteigt und sich dort in einen Plexus mit feinen varikösen Aestchen, denen oft noch Dornen oder seitliche Auswüchse aufsitzen, auflösst (Fig. 6, *J*, *H*). Die grosse Zellform habe ich hier noch nicht beobachtet.

d) Zellen der vierten Unterschicht (Fig. 6, *C*. *F*). Diese Elemente sind sehr zahlreich vorhanden. Man unterscheidet unter ihnen zwei Typen: die kleine Zellform von euterförmiger Gestalt, deren aufsteigender Stamm sich in eine variköse, sehr feine, verwickelte und auf einen kleinen Raum beschränkte Verzweigung auflöst (*C*); die mittlere Zellform mit multipolarem Zelleib von meist halbmondförmiger Gestalt, deren zwei oder drei aufsteigende Arme im Niveau der vierten Unterschicht einen horizontalen Plexus mit dünnen knotigen Zweigen bilden (*G*).

e) Zellen der fünften Unterschicht. Es sind dies Zellen von spindelförmiger oder sternförmiger Gestalt, welche gewöhnlich in horizontaler Richtung

etwas in die Länge gezogen erscheint. Ihre 2, 3 oder 4 ziemlich dicken Aeste verbreiten sich fast in horizontaler Richtung und verzweigen sich in der untersten Partie der fünften Unterschicht (Fig. 6, *B*).

B. Mehrschichtige Ganglienzellen (C. poliestratificadas). Es scheint mir, dass diese Zellform am seltensten in der Retina vorkommt. Soweit ich nach meinen Präparaten urtheilen kann, kommen folgende Zellformen hier vor: 1. Multipolare Zellen von mittlerer Grösse, deren aufsteigende Fortsätze zwei lockere, variköse Plexus bilden, wovon der eine in der zweiten, der andere in der vierten Unterschicht gelegen ist (Fig. 6, *E*). 2. Kleine multipolare Zellen, welche zarte Protoplasmaverzweigungen in der vierten und in der fünften Unterschicht bilden (Fig. 6, *D*).

C. Diffuse Ganglienzellen. Man findet nicht selten multipolare Zellen in dieser Schicht, deren protoplasmatische Fortsätze ihre Endzweige fast durch die ganze Dicke der inneren plexiformen Schicht vertheilen, ohne die Neigung zu besitzen, in einer bestimmten Lage einen Plexus zu bilden, wie die meisten anderen Ganglienzellen (Fig. 6, *A*).

Zu diesen Zellen kann man auch gewisse eiförmige oder spindelförmige schräg liegende Zellkörper von beträchtlicher Grösse rechnen, deren Protoplasmazweige sich durch die ganze Dicke oder wenigstens durch einen sehr grossen Theil der inneren plexiformen Schicht erstrecken und die auf Figur 2, *E* dargestellt sind. Meine Beobachtungen über diese Zellgruppe sind indessen noch nicht genügend; es ist mir bisher erst geglückt, einige wenige solcher Zellen zu färben.

Optikusfaserschicht.

Die Optikusfasern breiten sich, wie bekannt, strahlenförmig in der Retira aus und besitzen zahlreiche variköse Anschwellungen. Bei den Knochenfischen ordnen sie sich zu dicken, fast geradlinig verlaufenden Bündeln an. Auf Schnitten, die mit Methylenblau gefärbt sind, kann man sehr schön beobachten, dass jedes Bündel aus einem oder zwei dicken Achsencylindern und einer grossen Anzahl feiner Fibrillen besteht, welche durch eine transparente Masse getrennt sind. Die Müller'schen Fasern treten zwischen den Bündeln durch und passen sich der Anordnung der Bündel bei ihrem Durchtritt an.

Die meisten Nervenfasern setzen sich in funktionirende Fortsätze der Ganglienzellen fort. Doch glaube ich nachgewiesen zu haben, dass einige von ihnen eine Biegung im rechten oder stumpfen Winkel nach oben hin machen und bis zur oberen Region der inneren plexiformen Schicht emporsteigen, wo sie neben den amakrinen Zellen mit freiendigenden Verzweigungen

aufhören. Doch ist es mir noch nicht gelungen, den Modus ihrer Endigung, der bei den Vögeln so leicht nachzuweisen ist, hier genau de visu zu konstatiren.

Müller'sche Fasern oder Stützgerüst der Retina.

Wie aus Fig. 2 auf Taf. VI ersichtlich ist, gleichen die Müller'schen Stützzellen sehr denen der Frösche und der Säugethiere. Sie unterscheiden sich von ihnen nur durch ihre Dicke und die grosse Ausdehnung ihrer Lamellen, welche sie im Niveau der inneren Körner aussenden, sowie durch das manchmal sehr beträchtliche Volumen ihres Kerns. Während ihres Durchtritts durch die Schicht der amakrinen Zellen senden die Müller'schen Fasern sehr oft absteigende protoplasmatische Anhängsel aus, welche sich verzweigen und in der inneren plexiformen Schicht endigen. Diese kleinen Fortsätze fehlen dagegen im Niveau der äusseren plexiformen Schicht.



II.

DIE RETINA DER BATRACHIER

(FRÖSCHE).



Meine Untersuchungen erstrecken sich hauptsächlich auf den gemeinen Frosch: Rana temporaria und ferner noch auf die Kröte: Bufo vulgaris. Bei dem Salamander: Triton cristatus und bei Pleurodeles Waltli habe ich weniger schöne Resultate erhalten. Die folgende Beschreibung und die Abbildungen beziehen sich ausschliesslich auf die Retina des Frosches.

Sehzellenschicht.

Die Sehzellenschicht imprägnirt sich sehr selten mit Chromsilber, und selbst wenn es gelungen ist einige Sehzellen zu färben, so wird deren Erkennung und Unterscheidung durch die Pigmentzellen sehr erschwert. Um diese Schwierigkeit zu vermeiden empfiehlt es sich vor der Enucleation des Auges den Frosch eine Stunde lang in's Dunkle zu setzen, wie das Boll[1]), Angelucci[2]), Ewald und Kühne[3]) angegeben haben, um die Pigmentwanderung in der Retina unter dem Einfluss des Lichtes zu demonstriren. Man lösst dann die Retina bei gelbem oder rothem Licht ab, rollt sie auf — nach dem oben in dem Kapitel über die Untersuchungsmethoden angegebenen Verfahren — und legt sie 24 Stunden lang in die Osmiumbichromatmischung.

Bei diesem Verfahren findet man das Pigment nach der Chorioidea zurückgezogen und man kann die Stäbchen und Zapfen, von denen einige sich fast ganz färben, sehr gut unterscheiden.

Zapfen. Die Zapfen haben die bekannte Form, welche von den Autoren beschrieben ist. Das Innenglied ist dick und cylinderisch; das Aussenglied ist sehr kurz und merkwürdig dünn. Sie endigen mit einer etwas abgerundeten Spitze.

---

1) Boll: Erwähnt bei Angelucci, siehe No. 2.

2) Angelucci: Ricerche istologiche sull epitelio retinico dei vertebrati; Atti della R. Accadem. dei Sincei 1877.

3) Ewald und Kühne: Untersuchungen über den Sehpurpur; Untersuch. des physiol. Instituts der Universität Heidelberg. Bd. I. p. 421.

Rothe oder gewöhnliche Stäbchen. Gewöhnlich imprägniren sich nur die Innenglieder (Fig. 5, *a*), die vollkommen cylindrisch sind. Man beobachtet sehr oft am Beginn des Aussengliedes schwarze longitudinale Streifen, welche den von den Autoren beschriebenen oberflächlichen Furchen entsprechen. Anstatt dieser Striche bemerkt man bei einigen Stäbchen sehr feine transversale, dunkle Streifen, welche durch ungefärbte Bänder getrennt sind. Es spricht dieser Befund für einen lamellösen Bau der Aussenglieder, der schon von M. Schultze behauptet worden ist (Fig. 5, *b*).

Grüne Stäbchen. Ausser den gewöhnlichen Stäbchen gelingt es manchmal auch die grünen oder keulenförmigen Stäbchen zu färben, welche von Schwalbe[1]) entdeckt und von Hoffmann[2]) und W. Krause[3]) ausführlich beschrieben worden sind. Auf meinen Schnitten konnte ich in zwei Varietäten unterscheiden: 1. Stäbchen, deren Innenglied dünn und sehr lang ist (eigentliche keulenförmige Stäbchen); sie setzen sich in die Schicht der Körner der Sehzellen mit einer Faser fort, welche in dem mittleren Theil dieser Schicht einen Kern besitzen (Fig. 5, *d*). 2. Stächen, deren Innenglied stärker ist und sich an der Stelle, wo es mit dem Aussenglied zusammentrifft, merklich verjüngt. Sie besitzen je einen Kern, welcher ebenso wie der der gewöhnlichen Stäbchen gelegen ist d. h. in unmittelbarer Berührung mit der Membrana limitans externa.

Schicht der Körner der Sehzellen.

Man unterscheidet in dieser Schicht drei Arten von Elementen: die Körner der Stäbchen, die Körner der Zapfen und die versprengten bipolaren Zellen, (die Cellules basales Ranvier's; die Ersatzzellen Krause's etc.).

Körner und Fasern der Stäbchen. Man kann das Korn eines gewöhnlichen Stäbchens von dem eines keulenförmigen Stäbchens unterscheiden.

Die Körner der ersteren sind von ovaler Gestalt und liegen, wie bekannt, unmittelbar unter der Membrana limitans. Ihre absteigende Faser ist sehr fein, manchmal ein wenig wellenförmig und endigt in dem äusseren Theil der äusseren plexiformen Schicht mit einer konischen Verdickung (Fig. 2, *b* und 5, *f*). Von der abgeflachten und nach unten gerichteten Basis dieser Anschwellung gehen mehrere kurze, divergente Ausläufer aus, welche an der äusseren Oberfläche der darunterliegenden plexiformen Schicht frei endigen.

Die Körner der keulenförmigen Stäbchen sind, wie schon oben gesagt,

---

[1]) G. Schwalbe: Mikrosk. Anat. des Sehnerven, der Netzhaut u. d. Glaskörpers; Handbuch der ges. Augenheilkunde 1874.

[2]) C. K. Hoffmann: Zur Anatomie der Retina. Niederländisches Archiv für Zoologie. Bd. III. Heft 1. 1874.

[3]) W. Krause: Die Retina der Amphibien; Intern. Monatsschr. f. Anatom. und Physiol. Bd. IX. Heft 5. 1892.

bald unterhalb der Membrana limitans gelegen (Stäbchen mit dickem, konischem Fuss), bald in dem mittleren Theil der Körnerschicht (keulenförmige Stäbchen Schwalbe's). Die absteigenden Fasern der ersteren endigen ebenso, wie die Fasern der gewöhnlichen Stäbchen (Fig. 5, *h*); aber die der letzteren unterscheiden sich durch den bemerkenswerthen Umstand, dass sie schräg verlaufen und mit einer fast horizontal gerichteten konischen Anschwellung endigen (Fig. 5, *g* und Fig. 2, *c, d*). Von der Basis und von den Seiten dieser Anschwellung gehen Endfädchen aus. In einzelnen Fällen fehlt ein eigentlicher konischer Fuss, und man bemerkt nur, dass die absteigende Faser sich umbiegt, mehr und mehr sich verdünnt und schliesslich nach mehrmaligen Verzweigungen aufhört (Fig. 2, c_2).

Die Mehrzahl der keulenförmigen Stäbchen, welche man auf gut gefärbten Schnitten findet, setzt sich nach unten zu in ein schräges Korn fort, aber ich kann noch nicht behaupten, dass sich alle Sehzellen dieser Art in gleicher Weise so verhalten. Die Zweifel hierau rühren daher, weil sich die Sehzellen sehr selten vollständig färben; denn, wenn die Stäbchen sich schön gefärbt haben, pflegen meistens sich die Körner nicht zu färben und umgekehrt.

Körner und Fasern der Zapfen. Es lässt sich mit Hilfe des Chromsilber die Beschreibung, welche die Autoren von der Faser und dem Korn der Zapfen gegeben haben, sehr schön kontrolliren (Fig. 2, *a* und Fig. 5, *i*). Man findet diese Faser in der Nähe der äusseren plexiformen Schicht, wo sie mit einer flachen, mit horizontalen Fibrillen besetzten Basis endigt, bedeutend verdickt. Der ovale und ziemlich grosse Kern liegt in dem mittleren Theil des Faserverlaufes.

Meistens erlaubt die Kleinheit des Raumes, auf dem die „Füsse der Sehzellen" endigen, sowie die sehr komplizirten Verschnürungen der Basilarfortsätze keine genaue Bestimmung der Ebenen in der diese letzteren sich ausbreiten. Doch unter besonders günstigen Umständen kann man konstatiren, dass eine jede Varietät der Sehzellen: die Zapfen, die gewöhnlichen und die keulenförmigen Stäbchen, ihre Basilarfortsätze in einer besonderen Zone der äusseren plexiformen Schicht ausbreiten. Nach sehr sorgfältigen Untersuchungen gelang es mir drei übereinander gelagerte Sehzellenplexus zu unterscheiden: einen äusseren, einen mittleren und einen inneren Sehzellenplexus.

Der äussere Plexus liegt in dem periphersten Theil der plexiformen Schicht; er besteht aus den Fibrillen, welche von den Füssen der gewöhnlichen Stäbchen ausgehen und den höchstgelegenen Büscheln bestimmter bipolarer Zellen. Der mittlere Plexus wird durch die Verschnürungen der basilaren Fibrillen der Zapfen mit denen der oberen Büschel anderer bipolaren Zellen gebildet. Der tiefe oder innere Plexus setzt sich ebenfalls aus den aufsteigenden Ausbreitungen der Bipolaren und den Endfädchen der keulenförmigen Stäbchen d. h. der schrägen Körner zusammen.

Zwillingszapfen und -stäbchen. Es ist mir noch nicht gelungen die Zwillingszapfen zu färben. Es scheint mir, dass der Kern des Zapfens, welcher auf Taf. II, Fig. 3, *a* abgebildet ist, und der von beträchtlicher Grösse ist, dieser Art von Sehzellen angehört.

Die Zwillingsstäbchen färben sich dagegen sehr schön (Fig. 3, *d*). Ihre Aussenglieder, sowie ihre Körner legen sich innig an, ihre Fasern jedoch ziehen getrennt nach unten und endigen in der plexiformen Schicht mit konischen, ein wenig von einander entfert liegenden Anschwellungen. Es ist bemerkenswerth, dass die Eine der beiden Anschwellungen tiefer als ihre Gefährtin hinabreicht und ihre basilaren Stäbchen in einer von der äusseren plexiformen Schicht abgesonderten Ebene ausbreitet. Ein solcher Befund ist bei den Reptilien und bei den Vögeln (Zwillingszapfen) auch sehr häufig.

Versprengte (deplacirte) bipolare Zellen (Ersatzzellen nach W. Krause, Cellules basales nach Ranvier, konzentrische Zellen nach Schiefferdecker, subepitheliale Zellen nach Dogiel). Es sind diese Zellen bei verschiedenen Arten von Säugethieren schon von W. Krause, Dogiel, Ranvier, Schiefferdecker etc. gesehen worden, doch ist es Dogiel allein gelungen ihre morphologischen Eigenschaften zu erkennen. Dogiel hat sie zuerst bei den Ganoiden [1]) untersucht und ganz neuerdings auch beim Menschen beschrieben [2]). Er erkannte zuerst, dass sie wahre bipolare Zellen sind, die jedoch nicht an ihrem gewöhnlichen Platz (innere Körner) liegen.

Bei dem Frosch sind diese Elemente wenig zahlreich und sehr klein, wie schon Schiefferdecker bemerkt hat. Ihr ovaler und euterförmiger Körper ist unmittelbar neben der äusseren retikulären Schicht gelegen; er besitzt zwei Fortsätze: einen aufsteigenden und einen absteigenden. Der aufsteigende bildet eine wahre Landolt'sche Keule und endet mit einer Varikosität in der Höhe der Membrana limitans externa frei. Manchmal fehlt dieser Fortsatz auch oder ist durch das Chromsilber nicht imprägnirt worden. Der absteigende Fortsatz ist bedeutend stärker und sendet ganz nahe bei seinem Ursprung einige verzweigte Aeste aus, welche für die äussere plexiforme Schicht bestimmt sind (Fig. 1, *b* und Fig. 2, *f*). Darauf steigt er nach abwärts quer durch die darunterliegenden Schichten und endigt vollständig frei mitten in der inneren plexiformen Schicht mit einer horizontalen sehr varikösen Verzweigung. Manchmal sendet dieser Fortsatz auch einige kurze und granulirte collaterale Zweige (seitliche Nebenzweige) zu den darüberliegenden Unterschichten der erwähnten Schicht.

---

[1]) Dogiel: Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugethiere; Anat. Anzeiger. No. 4. 1888.

[2]) Dogiel: Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen; Archiv f. mikrosk. Anatom. Bd. XXXVIII. 1891.

Aeussere plexiforme Schicht.

Diese Schicht setzt sich, wie oben auseinandergesetzt, aus drei übereinandergelegenen Plexus zusammen, welche durch die Basilarfasern und die Büschel der bipolaren Zellen gebildet werden, zu denen noch die Protoplasma- und die Nervenverzweigungen der horizontalen Zellen hinzukommen.

Schicht der horizontalen Zellen.

Bei dem Frosch habe ich nur zwei Arten von horizontalen Zellen aufgefunden. Die Einen bilden lange Fortsätze und liegen in dem äussersten Theil dieser Schicht: es sind dies die äusseren horizontalen Zellen. Die Anderen sind dicker, haben kürzere Fortsätze; und liegen etwas tiefer: es sind dies die inneren horizontalen Zellen.

Aeussere horizontale Zellen (Fig. 1, *e* und Fig. 3, *e*). Es sind dies die kleinsten horizontalen Zellen und liegen in der oberflächlichsten Ebene. Ihr Körper ist dreieckig oder halbmondförmig, er setzt sich in dünne, verzweigte und sehr lange Ausläufer fort. Unter diesen Ausläufern befindet sich einer, der sehr zart und fein ist, und der sich besonders durch seine gewaltige Länge auszeichnet; von Zeit zu Zeit sendet er feine, kurze, aufsteigende Reiserchen aus, welche zwischen den Füssen der Sehzellen mit einer kleinen Anschwellung endigen (Fig. 3, *f*). Es handelt sich hier wohl unzweifelhaft um einen echten Achsencylinder mit horizontalem Verlauf, dessen freies Ende wegen der grossen Strecke, die er durchläuft, sehr schwer zu finden ist. Es ist mir indessen in zwei günstigen Fällen gelungen, das Ende dieser Fasern zu Gesicht zu bekommen; sie endigen mit zwei oder drei aufsteigenden, varikösen Faserchen.

Innere horizontale Zellen. Sie sind recht beträchtlich gross und unterscheiden sich von den vorhergehenden dadurch, dass die Meisten ihrer Protoplasmafortsätze viel kürzer sind (Fig. 3, *g*). Diese Fortsätze sind sehr zahlreich und steigen nach oben auf; in dem oberen Theil der äusseren plexiformen Schicht angelangt endigen sie mit einer kleinen varikösen Verzweigung, die sich zwischen die Füsse der Sehzellen einsenkt.

Von der Seite des Zellkörpers geht ein Fortsatz aus, der die Eigenschaften eines Achsencylinders besitzt (Fig. 3, *g*). Es ist mir noch unbekannt, wo dieser Fortsatz endigt, obgleich ich ihn in einigen Fällen über eine ziemlich bedeutende Strecke in der plexiformen Schicht verfolgen konnte.

Dogiel, welcher mit Hilfe des Methylenblau's die Retina des Frosches untersucht hat, beschreibt nur eine Art von horizontalen Zellen, die von ihm sogenannten sternförmigen Zellen. Doch könnte ich nach seiner Beschreibung und seinen Abbildungen nicht sagen, zu welcher von den beiden von mir angenommenen Klassen die Dogiel'schen Zellen zu rechnen wären. Dogiel hat jedenfalls weder den oben beschriebenen horizontalen Achsencylinder

der Zellen gesehen, noch die aufsteigenden Endreiserchen der Protoplasmafortsätze der voluminöseren Art von Zellen. Dagegen erwähnt Dogiel absteigende Fortsätze und protoplasmatische Anastomosen in der äusseren plexiformen Schicht, Befunde, welche ich nicht bestätigen kann. Vielleicht hat Dogiel als horizontale Zellen — oder nach ihm als sternförmige Zellen — gewisse bipolare riesige Zellen angesehen.

Die beiden Arten von Zellen, welche soeben beschrieben sind, finden sich übrigens unter anderen Bezeichnungen schon von den Autoren angegeben. So glaube ich, dass meine äusseren horizontalen Zellen sicher denjenigen Zellen entsprechen, welche durch ihre Anastomosen die Membrana fenestrata von W. Krause bilden; ferner denjenigen, welche Ranvier bei Pelobates fuscus (Pelobate brun, Krötenfrosch) unter dem Namen Cellules basales interstitielles beschrieb; endlich denjenigen, welche Schiefferdecker mittlere konzentrische Zellen nennt. Es sind ferner meine inneren horizontalen Zellen dieselben, wie die Elemente, welche nach W. Krause die Membrana perforato bilden, wie die inneren basalen Zellen Ranvier's und wie die inneren konzentrischen Zellen Schiefferdeckers; da jedoch diese Autoren nach alten, noch nicht ausreichenden Methoden arbeiteten, so konnte ich ihre Ansichten über den Zusammenhang und ihre Bezeichnung dieser Zellen nicht acceptiren. Ich stütze mich auf zahlreiche Untersuchungen in allen fünf Klassen der Wirbelthiere, wenn ich behaupte, dass diese Zellen nervöser Natur sind und als Ganglienzellen mit sehr kurzem Achsencylinder aufgefasst werden dürfen, da ihr functionirender Fortsatz in der Retina selbst entsteht und endigt.

Schicht der bipolaren Zellen.

Die bipolaren Zellen sind von Dogiel sehr gut beschrieben worden; er nimmt jedoch nur eine einzige Art von solchen Zellen an. Aus Taf. II, Fig. 1, 2 und 3 erhellt aber schon zur Genüge, dass zwei Arten von bipolaren Zellen vorkommen, die nach ihrer Lage, der Grösse ihrer Körper, und der Ausdehnung ihrer oberen Verzweigungen sich unterscheiden. Diese zwei Arten von bipolaren Zellen sind: I. grosse oder äussere Bipolare, II. kleine oder innere Bipolare.

I. Grosse oder äussere bipolare Zellen. Ich habe diese Zellen schon früher bei den Vögeln bemerkt; sie sind dort fast ebenso beschaffen, wie bei den Fröschen. Ihr Körper sieht aus wie eine Mitra oder ist von ovaler Gestalt und liegt unmittelbar unter der äusseren plexiformen Schicht, ungefähr in derselben Höhe wie die inneren horizontalen Zellen (Fig. 3, *j* und Fig. 2, *h*). Von der oberen Seite des Zellkörpers gehen horizontale Fortsätze aus, welche sich mehrmals verzweigen und frei in der Mitte der plexiformen Schicht endigen. Auf der unteren Seite entspringt ein absteigender Stamm, welcher durch die darunterliegenden Schichten hindurch zieht und in der Höhe einer der Unterschichten der inneren plexiformen Schicht sich zu einer flachen, sehr varikösen, manchmal ziemlich

grossen Verästelung aufsplittert. Nicht allzu selten sondert dieser Stamm auf seinem Weg durch die übereinander gelagerten Plexus einige collaterale flache Verzweigungen ab.

Es lassen sich je nach der Ausdehnung und der Gestaltung ihrer unteren und oberen Endbäumchen unter diesen Zellen wiederum mehrere Varietäten unterscheiden. So findet man bei einigen Zellen den oberen Büschel sehr ausgedehnt und in der Fläche sich ausbreitend (Taf. II, Fig. 3, *j*), während bei andern dieser Büschel stark reduzirt erscheint; ausserdem schlagen einige ihrer Endfaserchen zuweilen eine aufsteigende Richtung ein und dringen bis zur Schicht der Füsse der gewöhnlichen Stäbchen vor.

Es wird hiernach die Frage nahegelegt, ob nicht die erstgenannten Büschel dazu dienen, um mit den Zapfen in Beziehung zu treten, die letzteren, um sich ausschliesslich den gewöhnlichen Stäbchen zuzuwenden? Wenn mir ein solches Verhalten nach meinen Befunden auch höchst wahrscheinlich ist, so bin ich zur Zeit doch noch nicht in der Lage, kategorisch diese Frage zu bejahen.

Die grossen oder äusseren bipolaren Zellen scheinen keine Landolt'schen Keulen zu besitzen, wenigstens ist es mir nie geglückt, sie zu färben.

II. Kleine oder innere bipolare Zellen. Diese Elemente sind in mehrere Lagen angeordnet; sie machen den grössten Theil der sogenannten inneren Körnerschicht aus. Ihr Körper ist fast um ein Drittel kleiner als der der äusseren Bipolaren; er ist von spindelförmiger oder elliptischer Gestalt. Der Kern füllt fast den ganzen Zellkörper aus, wie aus der Imprägnation sichtbar wird. Der grosse Kern wird durch das Chromsilber kaffeebraun gefärbt und um ihn liegt eine vom Silber dunkler gefärbte, zarte Schicht Protoplasma. Von den beiden Polen des Zellkörpers gehen zwei Fortsätze aus: ein aufsteigender und ein absteigender.

Der aufsteigende Fortsatz ist dick und manchmal varikös und gewunden, um sich den darüberliegenden Elementen adaptiren zu können. In der äusseren plexiformen Schicht angelangt, löst er sich in einen horizontalen Büschel mit dünnen und relativ kurzen Fäserchen auf, die entweder mit einer stumpfen Spitze oder mit einer kleinen Anschwellung endigen (Fig. 1, *f*). Einige dieser Fäserchen schlagen nach einem kurzen horizontalen Lauf einen aufsteigenden Kurs ein.

Dogiel behauptet in Uebereinstimmung mit Tartuferi, dass die Fibrillen der oberen Büschel der bipolaren Zellen unter einander anastomosiren und so ein fortlaufendes Netz unterhalb der Füsse der Sehzellen bilden — das subepitheliale Netz nach Dogiel. Ich konnte jedoch weder hier noch in andern Organen des Nervensystems jemals eine direkte Verbindung zwischen den Ausbreitungen verschiedener Zellen nachweisen, obwohl ich mich bei meinen letzten Untersuchungen auch mit Vorzug der Ehrlich'schen Methode bedient habe. Man darf übrigens dem nach Behandlung mit Methylenblau auf-

tretenden netzförmigem Aussehen nicht allzusehr trauen; selbst auf Präparaten, welche sehr intensiv mit diesem Reagenz gefärbt sind, ist es unmöglich, über die Endigung der feinen Fäserchen der oberen Büschel der bipolaren Zellen sich genau klar zu werden. Es ist unter solchen Verhältnissen nichts leichter, als eine Kreuzung zweier blassgefärbter Fibrillen für eine wirkliche Anastomose zu halten. Man sollte deshalb bei schwierigen Punkten in der Struktur der Retina die mit der Ehrlich'schen Methode gewonnenen Resultate mit der Golgi'schen Methode kontrolliren, wie ich es zu thun pflege. Führen beide Methoden nicht zu gleichem Ergebniss, so ziehe ich natürlich die so klaren durch das Chromsilber erhaltenen Bilder vor, denn das Chromsilber besitzt die Eigenschaft, auch die zartesten Zellausbreitungen mit einer Intensität und Vollständigkeit zu färben, die alles, was wir bisher in dieser Hinsicht kannten, übertrifft.

Von dem centralen Theil des aufsteigenden Büschels oder von dem einen der dicken Aeste geht die Landolt'sche Keule[1]) hervor, eine aufsteigende Faser, welche dieser Autor bei dem Triton und dem Salamander entdeckt hat und dessen Zusammenhang mit den bipolaren Zellen von mehreren Autoren, namentlich von Hoffmann[2]) und Ranvier[3]) nachgewiesen ist. Ganz neuerdings ist die Landolt'sche Keule von Dogiel beim Frosch untersucht worden; Dogiel hat sich dazu des Methylenblau's bedient. Ich kann in allen Theilen die Beschreibung, welche der russische Gelehrte hierüber gegeben hat, nur bestätigen.

Die Landolt'sche Faser ist gewöhnlich ein wenig dicker als die meisten anderen Fasern des oberen Büschels und scheint oft die direkte Fortsetzung des aufsteigenden Stammes zu sein. Sie steigt zwischen den äusseren Körnern auf, indem sie Kurven beschreibt, um sich den Körnern der Sehzellen zu accommodiren und endigt mit einer spitzigen oder ovalen Anschwellung mitten in oder etwas jenseits der Membrana limitans. Ausser dieser Endanschwellung beobachtet man oftmals noch eine andere Anschwellung, welche etwas tiefer gelegen ist (Fig. 1, *f. c*). Die Landolt'sche Faser macht, wie das Fig. 2, *g* zeigt, bald nach ihrem Ursprung oftmals eine Biegung, um die Füsse der Sehzellen zu umgehen.

Der absteigende Fortsatz der bipolaren Zellen durchsetzt die innere Körnerschicht und löst sich in verschiedener Höhe der inneren plexiformen Schicht in ein Endbäumchen auf, dessen Fasern sehr varikös sind, mehr oder weniger horizontal verlaufen und mit einer rundlichen oder ovalen Anschwellung

---

1) Landolt: Beiträge zur Anatomie von Frosch, Salamander und Triton. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII. 1871.

2) Hoffmann: Zur Anatomie der retina. I. Ueber den Bau der retina bei Amphibien und Reptilien; Niederländisches Archiv f. Zool. Bd. III. 1876.

3) Ranvier: Troité technique d'histologie. 1875 bis 1882.

endigen (Fig. 1 und 2). Wie bei den grossen bipolaren Zellen, entsendet der aufsteigende Stamm sehr oft flache collaterale Verzweigungen, welche für die Unterschichten der plexiformen Schicht bestimmt sind. Man findet, was diesen Punkt anbetrifft, bipolare Zellen, deren absteigende Faser Verzweigungen für drei Unterschichten liefert, und zwar nicht immer für drei bestimmte, sondern ganz wechselnd, wie in Fig. 1 und 2 zu sehen ist; bei anderen Zellen bilden die absteigenden Stämme Verzweigungen für zwei Unterschichten (Taf. II, Fig. 1, *d* und Fig. 2, *k*) und endlich findet man häufig auch solche, deren Stamm zu nur einer Unterschicht, in der Regel der fünften, hinzieht, um sich in ihr zu verästeln (Fig. 1, *g*). Manchmal ist das Endbäumchen so ausgedehnt, dass es zwei benachbarte Unterschichten ausfüllt (Fig. 2, *L*).

Schicht der amakrinen Zellen.

Wir wollen ebenso wie bei den Knochenfischen die Zellen dieser Schicht (die Spongioblasten nach Müller) in zwei Gruppen eintheilen: 1. die nervösen Zellen oder die Dogiel'schen Zellkörper; 2. die Zellen ohne Achsencylinderfortsatz oder die eigentlichen amakrinen Zellen.

I. Nervöse Zellen. Es sind dies voluminöse Zellen von im Allgemeinen mitralisförmigem Aussehen; von ihrem unteren Umfang gehen mehrere horizontale Protoplasmazweige aus, welche sich in der äussersten, oder in den beiden äussersten Unterschichten der inneren plexiformen Schicht verästeln. Der von Dogiel entdeckte Achsencylinder geht oftmals von einem dicken Protoplasmazweig aus und wird, nachdem er die ganze innere plexiforme Schicht durchzogen hat, zu einer Faser in der Schicht der Sehnervenfasern der Retina (Fig. 2, *s*). Nach der Seltenheit, mit der sich diese Elemente in meinen Präparaten zeigten, zu urtheilen, müssen sie nicht allzu zahlreich vorhanden sein.

II. Amakrine Zellen. Wir unterscheiden nach der Art ihrer Endverzweigungen amakrine Schichtenzellen (C. stratificadas) und diffuse amakrine Zellen.

A. Diffuse amakrine Zellen (Fig. 2, *r* und Fig. 3, *O. J*). Sie stellen sich dar als kleine ovale oder plexiforme Zellkörper, welche meist im oberen Abschnitt der inneren Körnerschicht gelegen sind. Von ihrer unteren Fläche oder ihrem unteren Pol gehen ein oder zwei absteigende Fortsätze aus, die nach einigen Theilungen sich in ein variköses elegantes und sehr dichtes Endbäumchen auflösen, das einen grossen Theil der inneren plexiformen Schicht einnimmt. Nach Ausdehnung und Gestalt der Endverzweigung kann man zwei Varietäten von Zellen unterscheiden: Elemente, deren Endbäumchen spärlich entwickelt ist, und von absteigenden, feinen, wenig verzweigten Fibrillen gebildet wird (Fig. 3, *J*) und Elemente, deren Verzweigung sehr varikös und sehr reich entwickelt ist (Fig. 2, *r* und Fig. 3, *o*).

B. Schichtenbildende amakrine Zellen. Man theilt diese Zellen in natürlicher Ordnung ein, nach der Reihe der Unterschichten, denen sie ihre Verzweigungen zuschickt, in: 1. einschichtige Zellen (C. monoestratificadas) der ersten Unterschicht, der zweiten Unterschicht etc., und 2. mehrschichtige Zellen (C. polyestratificadas).

a) Zellen der ersten Unterschicht. Es sind dies kleine, vierseitige oder halbmondförmige Zellen, von deren unterer Fläche Fortsätze von grosser Länge entspringen, die ausschliesslich in den äussersten Theil der ersten Unterschicht ausstrahlen (Fig. 3, *A*). Nach der Dicke ihrer Zweige könnte man hier zwei Typen unterscheiden: den Typus mit starken Ausbreitungen und den Typus mit feinen Ausbreitungen.

b) Zellen der zweiten Unterschicht. Man erkennt hierunter zwei Varietäten: 1. Unipolare Zellen (Fig. 3, *C. E*), deren absteigender Fuss sehr kurz ist und sich im Niveau der zweiten Unterschicht in einen eleganten Stern von horizontalen, sehr delikaten und lang ausgedehnten (mehr als 0,2 mm langen) Fädchen „aufsplittert". 2. Zellen, die etwas kleiner sind, von euterförmiger Gestalt mit einem aus kurzen, varikösen und sehr dichten Fasern bestehenden Endbüschel (Fig. 3, *D*).

c) Zellen der dritten Unterschicht. Es finden sich in dieser Schicht ebenfalls zwei Typen von Zellen vor: 1. Euterförmige Zellen, deren absteigender Stamm in der dritten Unterschicht angelangt, sich in eine sternförmige, flach ausgebreitete und sehr ausgedehnte Verästelung auflöst. Die Fibrillen dieser Verästelung sind gerade, sie bewahren getreu ihre erste Richtung in derselben Ebene bei, theilen sich niemals und endigen mit ganz kleinen Anschwellungen (Fig. 3, *F*). 2. Zellen von analoger Form, die jedoch sehr verwickelte Endbäumchen bilden, welche sich aus dicken, sehr gewundenen und sehr varikösen Fasern zusammensetzen (Fig. 3, *H*). Man trifft manchmal auch noch eine andere Varietät von Zellen an, welche durch ihren riesigen Zellleib und durch eine untere Verzweigung, die aus dicken, wenig gewundenen Zweigen besteht, charakterisirt ist.

d) Zellen der vierten Unterschicht. Hier sind dieselben Varietäten, wie in der vorigen Schicht vorhanden: 1. euterförmige Zellen, welche zur vierten Unterschicht eine sternförmige, sehr lange Verästelung entsenden — ich konnte einzelne Fibrillen bis fast auf einen Millimeter Länge verfolgen — (Fig. 3, *N*); 2. Zellen von ähnlicher Gestalt, deren Endverzweigung aber weniger reich, zusammengedrängt und sehr variks ist (Fig. 3, *L*).

e) Zellen der fünften Unterschicht. Sie sind von birnförmiger Gestalt und besitzen einen geraden und sehr langen Stamm. Diese Elemente sind besonders dadurch ausgezeichnet, dass ihre Endverzweigung sich in der unteren Partie der fünften Unterschicht ausbreitet, das heisst also direkt über der Gan-

lienzellenschicht. Man findet hier ebenfalls die beiden schon mehrmals erwähnten Varietäten: solche mit kurzer und gewundener Verzweigung (Fig. 3, *M*); und solche mit sehr ausgedehnter, strahlenförmiger Verzweigung.

C. Mehrschichtige amakrine Zellen. Ich habe mehrmals Zellen von euterförmiger Gestalt vorgefunden, welche zwei übereinander gelagerte Verzweigungen bildeten: die eine in der zweiten Unterschicht, die andere in der dritten Unterschicht.

Nicht selten beobachtet man auch andere Zellen, die sich den ebengenannten anschliessen (Fig. 3, *G*). Sie besitzen einen polygonalen Körper, welcher absteigende Aeste aussendet, die sich successive verzweigen und so einen aus sehr feinen Fibrillen bestehenden Plexus in der fünften Unterschicht und einen weniger reichen in der zweiten Unterschicht bilden. Einige Zweige aus der Verästelung in der fünften Unterschicht sah ich wieder in schräger Richtung nach oben aufsteigen und mit denjenigen der zweiten Unterschicht zusammentreffen.

Die Beschreibung, welche soeben von den amakrinen Zellen des Frosches gegeben worden ist, macht keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Ich glaube im Gegentheil, dass, wenn man weitere Versuche mit Imprägnation von Chromsilber machen würde, man noch andere Varietäten von Spongioblasten entdecken könnte, zum Beispiel gewisse riesige Elemente, welche ich sehr oft bei den Reptilien und Vögeln vorgefunden habe.

Trotz der Lücken, welche also diese Beschreibung wohl aufweist, scheint sie im Vergleich zu derjenigen Dogiel's als vollständig[1]). Wenn man aufmerksam einige Zeilen, welche Dogiel dieser Sache gewidmet hat, liesst, so überzeugt man sich, dass er wohl einige euterförmige Spongioblasten, deren absteigende Stämme sich zu einer abgeflachten Verzweigung auflösten, gesehen hat; aber es scheint, dass er ihre Verschiedenheiten, betreffend die einzelnen Unterschichten der inneren plexiformen Schicht, zu denen sie ihre Endbüschel entsenden, sowie betreffend ihre Gestalt und die Form ihrer Verzweigungen nicht erkannt hat. Dogiel spricht sich folgendermassen aus[1]):

„Was die zweite Form von Spongioblasten anlangt, so besitzen sie Keulenform, sind grösser als die bipolaren Zellen und liegen, wie alle Spongioblasten, der äusseren Fläche des Neurospongium auf. Von dem gegen das Neurospongium gekehrten, etwas ausgezogenen Theile solch einer Zelle treten ein oder mehrere Fortsätze in das Neurospongium, theilen sich hier in einer gewissen Tiefe und verlaufen dann parallel der Netzhautfläche. Ob die feinen varikösen Fäden sich untereinander verbinden, kann ich nicht sicher angeben. Die Fortsätze dieser Spongioblasten theilen sich in einem anderen Niveau, als die inneren Fortsätze der bipolaren Zellen."

---

[1]) Anatomischer Anzeiger 1888. S. 344.

Auf der dem Text von Dogiel beigefügten Figur lässt sich nun leicht feststellen, in welchem Niveau der Schicht die Spongioblasten und die bipolaren Zellen ihre unteren Büschel ausbreiten, nämlich die ersteren in der zweiten, die letzteren in der vierten Unterschicht. Dies beweist, dass Dogiel mit dem Methylenblau weder die Färbung der Spongioblasten der anderen Unterschichten noch die der zahlreichen bipolaren Zellen geglückt ist, deren untere Büschel in anderen Höhen als in der vierten Unterschicht gelegen sind.

Ganglienzellenschicht.

Wie bei den Knochenfischen findet man auch bei den Fröschen einschichtige (monoestratificadas), mehrschichtige (polyestratificadas) und diffuse (diffusas) sich verästelnde Ganglienzellen.

A. Einschichtige Ganglienzellen. Es ist wahrscheinlich, dass hier dieselben fünf Varietäten vorkommen (entsprechend der Anzahl der Hauptunterschichten in der plexiformen Schicht) wie bei den Fischen, jedoch habe ich bei den Fröschen bisher nur deren drei aufgefunden, nämlich solche in der ersten, der zweiten und der vierten Unterschicht sich verästelnde Zellen.

a) Einschichtige Zellen der vierten Unterschicht (Fig. 4, *c* und Fig. 6, *e*). Diese Zellen sind sehr zahlreich vorhanden; sie bilden einen fast kontinuirlichen Plexus im Niveau der vierten Unterschicht und sie färben sich sehr konstant. Sie sind klein, von euterförmiger oder polygonaler Gestalt und besitzen einen aufsteigenden Stamm, welcher sich zuerst in zwei oder vier Zweige spaltet; wenn diese Zweige in der besagten Unterschicht angekommen sind, so splittern sie sich plötzlich zu einem granulösen, sehr wenig ausgedehnten und so verwickelten Endbäumchen auf, dass man nur mit sehr starker Vergrösserung dasselbe entwirren kann. Ausserdem muss man dasselbe, um seine Zusammensetzung klar durchschauen zu können, en face betrachten, denn im Profil gesehen stellt es nur eine granulöse flache Masse dar von kaffeebrauner oder sepiabrauner Farbe (Fig. 4, *c*). Die letzten Zweigchen dieses Bäumchens sind äusserst gewunden und besetzt mit kollateralen Reiserchen, die mit einer Varikosität endigen. Ich bin der Ansicht, dass ein Achsensylinder vorhanden ist, weil ich ihn bei den Vögeln glaube nachgewiesen zu haben; doch ist es mir noch nicht geglückt, ihn bei den Fröschen zu imprägniren.

b) Einschichtige Zellen der zweiten Unterschicht. Ich konnte zwei Arten in dieser Unterschicht nachweisen. Die erste Art besteht aus den grossen euterförmigen Zellen, welche einen aufsteigenden Fortsatz besitzen, der bis zur zweiten Schicht emporzieht und sich dort in zwei oder mehr horizontale, starke Aeste theilt (Fig. 4, *b*). Manchmal beobachtet man auch Zellen dieser Art von kleinerem Typus; eine solche ist in Fig. 4, *f* dargestellt. Die zweite Art bilden grosse, euterförmige oder halbmondförmige Zellen, deren

starke Stämme sich in der Höhe der zweiten Unterschicht in eine lockere Endverzweigung mit dicken gewundenen Aesten auflösen, die über eine grosse Strecke in der Retina ausstrahlen (Fig. 6, *a*).

e) Einschichtige Zellen der ersten Unterschicht. Nach meinen Färbungen zu urtheilen, kommen diese Zellen nicht häufig vor. Ich habe besonders eine Varietät mit grossem halbmondförmigem Zellleib bemerkt, von dessen oberer Fläche zwei oder drei Arme ausgehen, welche in schräger Richtung bis zum äusseren Rand der plexiformen Schicht aufsteigen. Dort bilden diese Arme einen sehr reichen, horizontal verlaufenden und über eine grosse Strecke reichenden Plexus (Fig. 4, *d*).

B. Zweischichtige Zellen. Diese Zellen scheinen am häufigsten vorhanden zu sein. Meistens betheiligen sie sich bei der Bildung von zwei, seltener von drei horizontalen Plexus. Man kann sie in drei Gruppen eintheilen.

a) Der Typus der grossen Zellen. Die zu dieser Gruppe gehörigen multipolaren Zellen haben einen sehr voluminösen Zellleib von halbmondförmiger Gestalt. Von ihrer oberen Fläche gehen zwei oder drei sehr robuste aufsteigende Arme aus, welche im Niveau der vierten Unterschicht kollaterale Zweige (Nebenästchen) aussenden, die einen flachen Plexus bilden. Darauf steigen die Arme bis zur zweiten Unterschicht weiter hinauf und verzweigen sich hier zu wiederholten Malen, so dass dadurch in der zweiten Unterschicht ein noch reicherer und viel ausgedehnterer Plexus entsteht als der vorhergehende ist (Fig. 6, *c*).

b) Der Typus der mittleren Zellen (Fig. 6, *g*). Sie sind ebenfalls multipolar und senden drei oder vier Fortsätze aus, welche schräg bis zur Höhe der zweiten Unterschicht aufsteigen; dort lösen sie sich in eine flache Verzweigung mit feinen und sehr komplizirten Fasern auf. Im Niveau der vierten Unterschicht besitzen diese Fortsätze eine reiche Anzahl von dicken Nebenästen (kollateralen), welche sich in horizontaler Richtung ausbreiten und so einen ziemlich verwickelten Plexus bilden. Es kommen ausserdem noch stets feine aufsteigende Fäserchen vor, welche von den dichten horizontalen Zweigen des unteren Plexus ausgehen, nach oben ziehen und sich zwischen den Maschen der oberen Plexus zerzweigen.

c) Der Typus der kleinen Zellen. Hier kommen mono- und multipolare Zellen vor. Ihre aufsteigenden Fortsätze sind von mässiger Dicke; sie bilden in der zweiten und in der vierten Unterschicht je einen sehr zarten Plexus (Fig. 6, *f*).

C. Vielschichtige Zellen. Sie bilden meist drei übereinander liegende Plexus. Es lassen sich zwei Haupttypen bei den Fröschen unterscheiden: Erster Zelltypus: Die Zelle ist multipolar und von polygonaler oder eiförmiger Gestalt; ihre aufsteigenden Arme verzweigen sich nach und nach und bilden in der fünften, der vierten und der zweiten Unterschicht je einen Plexus (Fig. 6, *d*).

Zweiter Zelltypus: Die Zelle besitzt mehrere aufsteigende Fortsätze, die in ihrem Lauf durch die plexiforme Schicht im Niveau der vierten, dritten und zweiten Unterschicht je einen horizontalen Plexus bilden (Fig. 4 *a*). Diese Plexus bestehen aus Aestchen von äusserster Feinheit und erinnern hierdurch an die von den vielschichtigen Zellen bei den Reptilien gebildeten Plexus (siehe Taf. III, Fig. 5 *B*).

D. Diffuse Nervenzellen (Fig. 4, *e* und Fig. 6, *b*). Man beobachtet manchmal multipolare Zellen von mittlerer oder kleiner Grösse, deren Proto plasmaäste sich fast durch die ganze Dicke der plexiformen Schicht erstrecken und in ihr endigen, ohne sich an der Bildung eines Plexus zu betheiligen. Man kann zwei Varietäten unter diesen Zellen unterscheiden: die einen Zellen sind klein und bilden sehr feine, verwickelte Protoplasmaverzweigungen, die anderen sind etwas grösser und besitzen eine lockere und recht ausgedehnte Verästelung.

Sehnervenfaserschicht.

Die Sehnervenfasern in der Retina der Frösche zeigen ungefähr dieselben Eigenschaften wie die der Knochenfische. Sie ordnen sich in Bündeln an, welche von der Papille an divergiren und zwar bilden sie hier, wie dies Nicati[1]) beschrieben hat, ein wahres Chiasma, das heisst, die Bündel von der äusseren Seite des Sehnerven ziehen zu der inneren Partie der Retina und umgekehrt. Doch kommen auch Sehnervenfasern vor, welche keine Kreuzung eingehen und nach der nächstgelegenen Partie der Retina hinziehen.

Sobald die Optikusfasern in der Ganglienzellenschicht angelangt sind, werden die meisten derselben zu Achsencylindern der Ganglienzellen. Doch bemerkt man auch einige aufsteigende Nervenfasern, welche sich mit dem Nervenfortsatz der Dogiel'schen Spongioblasten verbinden und ferner, wenn auch noch seltener, andere, gewöhnlich äusserst feine Nervenfasern, welche zu den plexiformen Schichten hinzuziehen scheinen. Ich möchte über diese Fasern noch einige Worte sagen.

In meiner ersten Arbeit über die Retina der Batrachier[2]) habe ich geradlinige, nicht verzweigte Fibrillen beschrieben, welche von einigen Punkten an der unteren Grenze der inneren plexiformen Schicht ausgehen, dann nach allen Richtungen hin ausstrahlen und sich bei der Bildung der horizontalen Plexus dieser Schicht betheiligen. Ich war der Ansicht, dass diese Fasern als die direkte Fortsetzung eines Theils der Fasern der Sehnervenschicht aufzufassen seien, obgleich ich niemals eine Verbindung solcher Fasern mit den Büscheln der amakrinen Zellen, noch mit denen der Ganglienzellen gesehen habe. Doch spra-

[1]) Nicati: Recherches sur le mode de distribution des fibres nerveuses dans les nerfs optiques et dans la retine; Archives de physiologie 1875. A. II. p. 521.

[2]) Cajal: Pequeñas communicationes etc. III La retina de los batracios y reptiles. Agosto 1891.

chen die Eigenschaften dieser Fasern ganz für diese Auffassung; sie besitzen ganz die Charaktere der Achsencylinder, als da sind: eine enorme Länge (welche manchmal einen Millimeter übersteigt), äusserste Feinheit, das Fehlen von Verzweigungen, und sehr scharfe Konturen. Da es mir bisher jedoch niemals gelungen ist, de visu den Zusammenhang besagter Fasern mit den Optikusfasern nachzuweisen, und ich neuerdings auch bei einigen Arten von Spongioblasten und Ganglienzellen sehr zarte, gerade und recht lange Fibrillen entdeckt habe, so möchte ich doch jetzt meine früher geäusserte Ansicht über den Zusammenhang der erwähnten Fibrillen modifiziren. Bei den Knochenfischen, den Reptilien und den Säugethieren sieht man häufig Ganglienzellen von vierseitiger oder halbmondförmiger Gestalt, welche eine grosse Anzahl feiner divergirender Fibrillen zu der benachbarten plexiformen Schicht entsenden. Diese Fibrillen ziehen in horizontaler Richtung fast durch die ganze Dicke der Schicht und häufen sich in dem Niveau der einzelnen horizontalen Plexus mit Vorliebe an. Es wäre nun doch sehr merkwürdig, wenn diese Elemente bei den Fröschen fehlen sollten. Ich möchte deshalb doch an ihr Vorkommen bei den Fröschen glauben und mit dieser Annahme wäre dann auch die Natur der ausstrahlenden Fäserchen, welche man so oft bei dem Verfahren der sogenannten „doppelten Imprägnation“ erhält, hinreichend klargelegt; man kennt nur den Grund nicht, weshalb sich die Zellen, von denen diese Fäserchen ihren Ursprung nehmen, nicht färben (Fig. 4, *g*). Aus Fig. 4, *g* ist ersichtlich, dass die oberen Büschel dieser Elemente an Reichthum alles übertreffen, was wir in dieser Hinsicht kennen; ihre Fibrillen steigen in schräger Richtung durch die verschiedenen Unterschichten der inneren plexiformen Schicht hindurch, häufen sich besonders jedesmal im Niveau einer der Unterschichten an und erreichen eine enorme Länge, ohne dass man jemals eine Theilung bemerkte. Sie scheinen vollständig frei mit kleinen Endanschwellungen zu endigen.

Es ist ferner sehr wahrscheinlich, dass bestimmte Strahlenbündel von feinen horizontalen Fibrillen, welche von der oberen Grenze der inneren plexiformen Schicht ausgehen und einen grossen Theil dieser Schicht einnehmen, von besonderen Spongioblasten herrühren, deren Färbung bei den Fröschen äusserst schwer ist (Taf. III, Fig. 4, *h*). Es lassen sich diese Elemente aber bei den Fischen (Taf. I, Fig. 2, *A*) und bei den Säugethieren (Taf. V, Fig. 8, *A*) in der That nachweisen.

Fasern, welche in der äusseren plexiformen Schicht endigen. Auf einigen Schnitten, welche nach der Methode der doppelten Imprägnation gefärbt sind, konnte ich sehr feine Fibrillen nachweisen, welche von dem unteren Theil der Körnerschicht oder von der äusseren Region der inneren plexiformen Schicht ausgehen. Nachdem sie in mehr oder weniger geschlängeltem Lauf nach oben gezogen sind, endigen sie an der unteren Fläche der äusseren

plexiformen Schicht, wo sie eine sehr variköse horizontale Verzweigung bilden, deren Aeste vollkommen frei aufhören (Taf. II, Fig. 3, *c*).

In einem Fall gelang es mir zu beobachten, dass diese aufsteigenden Fibrillen von einem kleinen Stamm ausgingen, der als Protoplasmazweig imponirte (Fig. 3, *h*) und jedenfalls einer Zelle entstammte, die nicht gefärbt war; es würde die Zelle im Niveau der amakrinen Zellen gelegen sein. Die Aehnlichkeit dieser Fibrillen mit denjenigen, welche bei den Teleostiern vorkommen und bestimmten Zellkörpern angehören (Taf. I, Fig. 4), lässt mich vermuthen, dass bei den Fröschen dieselben Zellkörper auch vorhanden sind. Nur ist bei den Fröschen mit unserem jetzigen Verfahren ihre Färbung vielleicht sehr schwer oder gar unmöglich zu erhalten. Indessen würden wohl fortgesetzte Versuche oder kleine Modifikationen in der Methode doch im Stande sein, die in Frage stehenden, zu diesen Fibrillen gehörigen Zellen nachzuweisen.

Von den aufsteigenden, unabhängigen Fibrillen, welche von der inneren plexiformen Schicht ausgehen (Fig. 3, *i*), kenne ich den Ursprung nicht. Doch wäre es möglich, dass sie derselben Natur sind, wie die eben beschriebenen, und dass sie also von einem absteigenden Stamm der speziellen Zellkörper ausgehen, deren Vorkommen bei den Fröschen wir eben vermuthet haben.

Optikusfasern, welche in die innere plexiforme Schicht eindringen. Man findet zuweilen, wenn auch recht selten, Optikusfasern, welche zwischen den Ganglienzellen durchziehen, darauf in schräger Richtung in die innere plexiforme Schicht eindringen, und schliesslich in dieser Schicht in horizontaler Richtung eine weite Strecke durchlaufen (Fig. 6, *h*). Die Endigungen dieser Fibrillen kenne ich nicht.

Es ist mir bisher noch nicht möglich gewesen, bei den Fröschen die centrifugalen Fasern nachzuweisen, welche sich im Niveau der amakrinen Zellen verzweigen und welche ich bei den Vögeln und den Säugethieren beschrieben habe. Es beweist dies natürlich nicht, dass diese Fasern bei den Fröschen nicht vorhanden wären, sondern wohl nur, dass sie bei manchen Thieren eine sehr schwache Affinität zu dem Chromsilber besitzen.

Neurogliazellen.

Spinnenzellen (Cellules en araignée). Ich habe die Spinnenzellen in der Sehnervenfaserschicht, die bei den Vögeln und den Säugethieren sehr häufig vorkommen, bei den Fröschen nicht gefunden, dagegen sind sie sehr schön zwischen den Nervenbündeln, aus denen sich der Sehnerv zusammensetzt, sichtbar. Es sind lamellöse, sehr grosse Zellen, aus deren ausgezackten Umrissen abgeflachte, sich verzweigende und sehr lange Ausläufer hervorgehen. Das Chromsilber färbt sie kaffeebraun.

Epitheliale Zellen oder Müller'sche Fasern. Diese Elemente färben sich mit der grössten Leichtigkeit und man sieht auf Querschnitten durch

die Retina alle Details an ihnen, welche von den Autoren, namentlich von Schwalbe und Ranvier beschrieben worden sind. Fig. 1 auf Tafel VI giebt eine gute Anschauung von der Gestaltung einer Müller'schen Faser. Die Zellen senden, da wo die äusseren Körner von den inneren Körnern sich trennen, und im Niveau der Ganglienzellenschicht lamellöse Ausbreitungen aus, welche ein ganzes System von Höhlungen und Buchten bilden zur Aufnahme und Isolirung der einzelnen Nervenzellen. Im Niveau der amakrinen Zellen sieht man aus den Müller'schen Fasern gewöhnlich eine Anzahl absteigende Stämme hervorgehen, welche eine weite Strecke nach unten durch die innere plexiforme Schicht hindurch absteigen: die absteigenden Fortsätze dieser Zellen (Taf. VI, Fig. 3).

Gewöhnlich finden sich in der äusseren plexiformen Schicht keine seitlichen Ausbreitungen; umgekehrt aber sind sie sehr zahlreich im Niveau der inneren plexiformen Zone. Sie stellen kleine, bald verzweigte, bald ungetheilte seitlich aufsitzende Dornen (épines) dar, welche dazu zu dienen scheinen, die horizontalen Plexus der inneren plexiformen Schicht zu stützen und zu isoliren (Taf. VI, Fig. 1, *b*).

Wenn sich zwei nebeneinander liegende Zellen gefärbt haben, so erkennt man, dass zwischen ihren Fortsätzen im Niveau der unteren plexiformen Schicht ein gewisser Abstand liegt und dass die seitlichen Dornen, welche von diesen Fortsätzen ausgehen, sich mit ihren Gipfeln oder mit ihren Seiten berühren, so dass zwischen ihnen viereckige oder unregelmässige Räume entstehen, welche dazu dienen, die Nervenfasern (die Plexus der einzelnen Unterschichten) aufzunehmen. Aus dieser Anordnung geht hervor, dass ein Connex der Plexus in einer Verzweigungsebene (in einer Unterschicht) sehr leicht stattfindet, dass dagegen ein Connex zweier übereinander gelagerter Ebenen von Nervenfasern sehr schwer oder selbst unmöglich ist.



III.

DIE RETINA DER REPTILIEN.



Meine Untersuchungen haben sich hauptsächlich auf die Retina der grünen Eidechse: Lacerta viridis erstreckt. Mit dieser Retina habe ich die schönsten Präparate bekommen, wahrscheinlich wegen ihrer relativ beträchtlichen Dicke. Auch bei Lacerta muralis und bei Emys europaea sind mir gute Färbungen geglückt, allerdings nicht so häufig wie bei der Lacerta viridis. Ganz neuerdings hatte ich noch Gelegenheit die sehr interessante Retina des Chamaeleon vulgaris zu untersuchen.

Schicht der Stäbchen und Zapfen.

Die Sehzellen färben sich ziemlich leicht, besonders im Niveau des inneren Segmentes. Es lässt sich auch leicht die den Histologen bekannte Thatsache feststellen, dass in der Retina der Eidechse die Stäbchen fehlen. Ferner sieht man auf schönen Schnitten sehr deutlich die von M. Schultze, Hoffmann, Ranvier u. a. bei den Reptilien beschriebenen Zwillingszapfen.

Schicht der Körner der Sehzellen.

Wenn man die Retina der Eidechse mit den gewöhnlich angewandten Methoden behandelt (Härtung in Alkohol oder in Müller'scher Flüssigkeit, Einbettung in Celloidin, Färbung mit Grenacher'schem Carmin etc.) so erkennt man in der Schicht der Körner der Sehzellen drei Reihen von Kernen. Die äussere und die mittlere Reihe gehören zu den Zapfen, die innere Reihe entspricht den versprengten (deplazirten) bipolaren Zellen (Taf. III, Fig. 3, *c*).

Körner der geraden Zapfen. Die Körner der geraden Zapfen ordnen sich in zwei Reihen an: die erste, äussere Reihe wird gebildet durch ovale Kerne, welche unmittelbar unter der Membrana limitans liegen; die zweite, innere Reihe weist länglichere Kerne von elliptischer Gestalt auf. Um den Kern herum liegt eine dünne Schicht Protoplasma, das auf den Schnitten kaffee- oder hellbraun gefärbt erscheint. Vom oberen Pol des Kerns geht ein dicker

Stamm aus, der sich in das Innenglied der Zapfen fortsetzt und vom unteren Pol des Kerns entspringt eine dünne Faser, welche in der äusseren plexiformen Schicht mit einer konischen Verdickung endigt. Von der Basis dieser Verdickung gehen vier oder fünf feine Fibrillen aus, welche nach kurzem, strahlenförmigem Verlauf in horizontaler Richtung mit einem Knötchen frei endigen (Fig. 2).

Körner der schrägen Zapfen. Sie besitzen einen länglichen Kern, der unmittelbar unter der Membrana limitans gelegen ist. Ihr unterer Pol sendet eine feine, sehr lange Faser aus, welche bald ihre Richtung verändert, indem sie einen Bogen mit der Konkavität nach der Seite hin beschreibt und dann mit einer konischen, fast horizontal gelagerten, in der inneren Partie der äusseren plexiformen Schicht gelegenen Anschwellung endigt, das heisst also tiefer gelegen, als die Füsse der geraden oder gewöhnlichen Zapfen (Fig. 1 *c*). Hierdurch wird die äussere plexiforme Schicht in zwei übereinander gelagerte Lagen oder Plexus getheilt; die erste oder äussere Lage besteht aus den Fasern, welche von den geraden Zapfen herrühren und den Büscheln gewisser bipolarer Zellen, die zweite oder innere Lage wird durch die von den schrägen Zapfen herstammenden Fasern und den oberen Büscheln anderer bipolarer Zellen gebildet.

Zwillingszapfen. Es ist mir die Färbung einiger Paare von Zwillingszapfen geglückt (siehe Fig. 1, *d*). Jede der beiden Zellen besitzt ein besonderes Korn und eine besondere absteigende Faser; die beiden Endanschwellungen der beiden Fasern endigen aber nicht in demselben Niveau. Gewöhnlich reicht diejenige Faser, deren Kern höher gelegen ist, mit ihrem Fuss bis zu der äusseren Lage in der plexiformen Schicht, während diejenige Faser, welche von dem tiefer gelegenen Kern herrührt bis zur inneren Lage dieser Schicht zieht. Es folgt hieraus, dass sehr wahrscheinlich eine jede Sehzelle des Paares zu einer anderen Art von bipolaren Zellen in Beziehung tritt.

Um vollständig zu sein, muss ich noch erwähnen, dass einige der Körner oder Kerne der Zapfen eine aus hellen und dunklen Strichen bestehende Streifung aufweisen, deren Bedeutung mir unklar ist (Fig. 1, *d*).

Versprengte bipolare Zellen. (Fig. 7, *f*, *h*, *g*.) Es sind dies die äusseren basalen Zellen Ranvier's[1]), die er besonders bei dem Gecko studirt hat. Hoffmann[2]) hatte sie schon vorher bei der Schildkröte beschrieben und zuerst ihren Zusammenhang mit der Landolt'schen Keule nachgewiesen. Bei den Eidechsen besitzen diese Zellen dieselben Eigenschaften wie bei den Fröschen, nur sind sie viel grösser und liegen nicht so tief, wie bei den Fröschen. Ihr

---

1) Ranvier: Traité technique d'histologie p. 961.

2) Hoffmann: Zur Anatomie der Retina; Niederl. Archiv f. Zoologie Bd. III. H. 1. p. 12. 1876.

Körper ist spindelförmig, oder manchmal auch eiförmig (Fig. 1 *h*). Von seinen beiden Polen gehen zwei Fortsätze aus; der eine, der aufsteigende ist nichts anderes als die Landolt'sche Keule; der andere, absteigende, endet in der inneren plexiformen Schicht in Form einer freien, abgeflachten Verzweigung. Im Niveau der äusseren plexiformen Schicht sendet der absteigende Stamm einige kurze, horizontal verlaufende, und frei endigende Zweige aus. Manchmal fehlt der aufsteigende Fortsatz oder erscheint kürzer als gewöhnlich und erreicht die Membrana limitans nicht (Fig. 7, *g*). Ich kann nicht sagen, ob es sich bei einem solchen Befund um ein natürliches Verhalten oder nur um eine unvollständige Färbung handelt.

Man beobachtet dieselben Thatsachen auch nach Anwendung der Ehrlich'schen Methode, wenn auch weniger deutlich. Das Methylenblau wirkt besonders kräftig auf die versprengten bipolaren Zellen, dagegen lässt es die Fasern und die Füsse der Zapfen ungefärbt.

Aeussere plexiforme Schicht.

In der äusseren plexiformen Schicht treffen sich drei Arten von Elementen: Die Füsse der geraden und schiefen Zapfen, die aufsteigenden Büschel der gewöhnlichen und der versprengten bipolaren Zellen und die protoplasmatischen Verzweigungen der horizontalen Zellen. Wie oben erwähnt, lassen sich in der äusseren plexiformen Schicht zwei Unterzonen unterscheiden: die eine, äussere, in der die Fädchen der geraden Zapfen und die Büschel gewisser bipolarer Zellen sich verzweigen; die andere innere, wo sich hauptsächlich die Füsse der schrägen Zapfen und eine andere Art von tiefer gelegenen bipolaren Zellen treffen.

Schicht der horizontalen Zellen.

Die horizontalen Zellen färben sich bei den Reptilien sehr selten; ich habe sie deshalb nicht genügend gründlich untersuchen können, um festzustellen wie weit sie mit den horizontalen Zellen der Frösche und der Knochenfische übereinstimmen. Diejenigen Zelltypen, die ich am häufigsten in meinen Schnitten angetroffen habe, sind folgende: die bürstenförmigen Zellen (Cellules en brosse) und die sternförmigen Zellen (Taf. III, Fig. 7, *j*, *m*).

Die bürstenförmigen Zellen (Fig. 7 *j*) sind den bei den Fröschen unter dem Namen der inneren horizontalen Zellen beschriebenen Zellen und den von mir bei den Vögeln sogenannten subretikulären bürstenförmigen Zellen sehr ähnlich. Sie besitzen einen Körper von kubischer oder halbmondförmiger Gestalt, von dessen oberem Umfang eine grosse Anzahl kurzer, aufsteigender Fortsätze ausgehen, die bis zur oberflächlichsten Partie der äusseren plexiformen Schicht reichen und dort mit den Füssen der geraden

Zapfen in Kontakt treten. Von der seitlichen Partie des Zellkörpers einer jeden bürstenförmigen Zelle, oftmals auch von einem Protoplasmastamm, löst sich eine zarte Faser ab, welche in horizontaler Richtung verläuft und von Zeit zu Zeit kurze aufsteigende Dornen besitzt, an deren Ende sich eine kleine Anschwellung befindet (Fig. 7, *j*). Diese Faser ist wohl als Achsencylinder anzusehen, dessen Bestimmung uns noch unbekannt ist. Wenn man indessen aus Analogie schliessen will, so möchte ich zu der Ansicht hinneigen, dass diese Nervenfortsätze in einer recht beträchtlichen Entfernung in derselben plexiformen Schicht mit freien Endverzweigungen endigen. Ich konnte nämlich in der Retina der Vögel, wie wir weiter unten sehen werden, nachweisen, dass die analogen Achsenzylinder dort auf die geschilderte Weise verlaufen. Es wäre möglich, dass ihre Endbäumchen die aufsteigenden Verästelungen sind, welche man in dieser Gegend manchmal in der Retina der Eidechse findet, und in deren Mitte solche feine horizontale Fasern endigen (Fig. 1, *x*).

Sternförmige, abgeflachte Zellen (Fig. 7, *m*). Ich habe diese Zellen nach Anwendung der Methylenblaufärbung beobachtet. Von der Seite gesehen, haben sie eine halbmondförmige Gestalt. Von ihrer oberen Fläche und ihren Seiten gehen divergirende Aeste aus, welche in schräger Richtung bis zur inneren plexiformen Schicht aufsteigen, wo sie nach einigen Theilungen zu endigen scheinen. Ihr Achsenzylinder entspringt von einer Seite der Zelle und zieht in horizontaler Richtung zwischen den benachbarten Zellen derselben Art durch; sein Endpunkt ist mir noch nicht bekannt geworden. Es schien mir, als ob die protoplasmatischen Arme dieser Zellen nicht so hoch hinaufreichten, als die der bürstenförmigen Zellen; sie könnten also vielleicht dazu bestimmt sein die Verbindungen mit den schiefen Zapfen herzustellen, während dann die anderen Zellen in Beziehungen zu den geraden Zapfen treten würden.

Schicht der bipolaren Zellen.

Die bipolaren Zellen der Reptilien sind mit den entsprechenden Elementen bei den Fröschen und den Vögeln fast identisch. Meine Erfahrungen auf diesem Gebiet stimmen vollständig mit den Untersuchungen Dogiel's über die bipolaren Zellen bei der Schildkröte überein. Es erübrigt mir nur noch einige wenig wichtige Details hinzufügen.

Wir müssen zunächst, wie wir dies schon bei der Beschreibung der Retina der Frösche gethan haben, zwei Typen von bipolaren Zellen unterscheiden: die grossen oder äusseren Bipolaren; die kleinen oder inneren Bipolaren.

A. Die kleinen Bipolaren finden sich am häufigsten; sie besitzen einen Zellleib von eiförmiger oder spindelförmiger Gestalt (Fig. 1, *o*) und zwei Fortsätze: einen aufsteigenden und einen absteigenden.

Der aufsteigende Fortsatz ist bedeutend dicker als der absteigende; er steigt in mehr oder weniger geschlängelter Linie bis zur äusseren plexi-

formen Zone auf und splittert sich dort in einen Büschel mit feinen, sich in horizontaler Richtung verbreitenden Fasern auf. Gewöhnlich schlägt eine der Fasern des Büschels nach einem kurzen horizontalen oder schrägen Verlauf einen vertikalen Kurs ein und wird zu einer Landolt'schen Keule (Fig. 1, *s*). Diese Keule besitzt, wie bekannt, an ihrem Ende eine kleine Anschwellung, deren oberster Punkt die äusserste Partie der Membrana limitans berührt. Die übrigen, gewöhnlich recht kurzen, manchmal auch sehr wenig zahlreichen (etwa 3—4 an der Zahl) Fortsätze des Büschels endigen frei mit einem Knötchen in der plexiformen Schicht. Nicht selten beobachtet man, dass diese Ausläufe nach einem verschieden langen Verlauf sich nach oben wenden und in Kontakt mit den Basilaranschwellungen der geraden Zapfen treten.

Der absteigende Fortsatz hat in dem Niveau der sogenannten inneren Körnerschicht einen schrägen Verlauf; sobald er aber in der inneren plexiformen Schicht angelangt ist, schlägt er eine vertikale Richtung ein und endigt in einer der Unterschichten dieser Schicht mit einer varikösen kurzen und abgeflachten Verzweigung. In Bezug auf die Anzahl der Endverzweigungen kann man, ebenso wie bei den Fröschen, unterscheiden: Bipolare, welche nur eine untere Verzweigung besitzen (Fig. 1, *q*) und Bipolare, deren absteigender Stamm mehrere übereinander gelagerte Verzweigungen bildet. Von den Neben-(kollateralen)Verzweigungen sind gewöhnlich zwei oder drei vorhanden, selten mehr; sie breiten sich aus in dem Niveau der von den Ganglienzellen und amakrinen Zellen gebildeten konzentrischen Plexus (Fig. 1, *r*). Die Endverzweigung, d. h. die am tiefsten gelegene Verzweigung erstreckt sich meist bis in die unterste Partie der fünften Unterschicht und kann mit der oberen Fläche der Ganglienzellen in direkten Kontakt treten.

B. Die grossen Bipolaren entsprechen genau den gleichnamigen Zellen bei den Batrachiern. Sie besitzen einen eiförmigen Körper und sind unmittelbar unter der äusseren plexiformen Schicht gelegen (Fig. 1, *p*). Ihr Kern ist ziemlich voluminös, doch findet man ihn mit Chromsilber verhältnissmässig selten deutlich gefärbt, jedenfalls wegen der relativ beträchtlichen Schicht Protoplasma, welche ihn umgiebt. Ihr unterer Büschel wird durch einige Zweige gebildet, welche direkt von dem Zellkörper entspringen, sich mehrmals verzweigen und mit einer Nodosität endigen. Den meisten Endfibrillen sitzen noch aufsteigende Dornen auf, welche ebenfalls zwischen den Füssen der Zapfen mit einer Anschwellung endigen. Landolt'sche Keulen sind nicht vorhanden, oder wenn sie vorhanden sind, so ist es mir niemals gelungen sie zu färben und zu Gesicht zu bringen. Der absteigende Stamm hat dieselben Eigenschaften, wie der der gewöhnlichen bipolaren Zellen; nur schien es mir, als ob die Endverzweigung sich mit besonderer Vorliebe im Niveau der fünften Unterschicht ausbreitete (Fig. 1, *p*).

Was die Beziehungen betrifft, welche die beiden Arten von bipolaren Zellen

und die Zapfen eingehen, so scheint es mir wahrscheinlich, dass die grossen Bipolaren, d. h. diejenigen, deren oberer Büschel die äusserste Partie der äusseren plexiformen Zone erreicht, speziell einen Konnex mit den geraden Zapfen eingehen, während die gewöhnlichen Bipolaren, d. h. diejenigen, deren Büschel sich abplattet und sich in etwas tieferer Gegend ausbreitet, als zu den schrägen Zapfen gehörig zu betrachten sind. Doch sind diese Beziehungen wohl nicht die ausschliesslichen, da die Büschel der bipolaren Zellen bei den Reptilien nicht streng in eine bestimmte Lage angeordnet sind, wie dies bei den Knochenfischen und den Vögeln der Fall ist; die genannten Beziehungen sind wohl nur die für eine jede Art von Bipolaren vorherrschenden.

Schicht der amakrinen Zellen.

I. Nervöse oder Dogiel'sche Zellen. Es sind dies Zellen von Mitra-Form mit horizontal verlaufenden protoplasmatischen Fortsätzen, welche sich in der ersten Unterschicht ausbreiten und mit einem nach unten ziehenden Achsencylinderfortsatz versehen sind, welcher sich, wie Dogiel nachgewiesen hat, in der Sehnervenfaserschicht verliert (Fig. 5, *e*).

II. Amakrine Zellen. Die amakrinen Zellen sind von Dogiel bei der Schildkröte beschrieben worden. Doch ist seine Beschreibung so kurz, dass es danach schwer sein dürfte, sich ein Bild von der Anzahl und der Gestaltung dieser interessanten Zellen zu bilden. Dogiel sagt[1]): „Die Spongioblasten sind etwas grösser als die bipolaren Zellen und liegen der äusseren Seite des Neurospongiums an. Von der dem Neurospongium zugekehrten Zellfläche entspringen 3—4 Fortsätze. Diese theilen sich vielfach, anastomosiren mit den benachbarten Spongioblasten und bilden dadurch ein engmaschiges, in den inneren Schichten der Neurospongiums gelegenes Nervennetz".

Nach Betrachtung der auf Tafel III dargestellten Figuren 4 und 5, welche die Hauptformen der amakrinen Zellen wiedergeben, wird der Leser sich leicht vorstellen können, wie weit die Färbemethode mit Chromsilber nach Golgi der Ehrlich'schen, welche Dogiel ausschliesslich angewendet hat, überlegen ist. Man überzeugt sich nach meinen Figuren leicht, dass Anastomosen zwischen den Verzweigungen benachbarter Elemente vollständig fehlen und ferner, dass eine jede Unterschicht oder jeder der fünf konzentrischen Plexus der inneren plexiformen Schicht für sich die Verzweigungen ganz spezieller Spongioblasten besitzt, wie ich dies in der ganzen Thierreihe nachweisen konnte.

A. Diffuse amakrine Zellen. Diese Zellen sind höchstwahrscheinlich die von Dogiel beobachteten Spongioblasten, denn sie färben sich ganz besonders gern mit Methylenblau (Fig. 4, *a*, *i* und Fig. 5, *a*). So wie ich dies schon

---

[1]) s. Anatomischer Anzeiger 1888, S. 138.

bei den Fröschen gesehen hatte, sind diese Zellen von kleiner, euterförmiger Gestalt, ihr absteigender Stamm theilt sich frühzeitig in gewundene Zweige, welche mit mehreren kurzen, sehr varikösen Seitenreiserchen besetzt sind. Die so gebildete Gesammtverzweigung füllt einen grossen Theil der inneren plexiformen Schicht aus, doch streben die meisten ihrer Zweige danach, sich im Niveau der fünften Unterschicht zu konzentriren.

Im Bezug auf die Ausdehnung der Endverzweigung kann man zwei Varietäten von diffusen amakrinen Zellen unterscheiden: solche Zellen, deren Hauptzweige, bevor sie nach unten absteigen, einen horizontalen Verlauf in der Höhe der ersten Unterschicht nehmen (Fig. 4, *i*) und solche Zellen, deren Fortsätze von einem absteigenden Stamm ausgehen und im spitzen Winkel bis zu ihrer Endigung nach unten ziehen (Fig. 4, *a* und Fig. 5, *a*).

B. Schichtenbildende amakrine Zelle.

a) Schichtenbildende Amakrine der ersten Unterschicht. Bis jetzt ist es mir nur gelungen eine Art von Zellen in dieser Schicht aufzufinden, die von halbmondförmiger Gestalt sind und von deren unteren Fläche in horizontaler Richtung ausstrahlende Fortsätze von beträchtlicher Länge ausgehen (Fig. 4, *f*).

b) Amakrine der zweiten Unterschicht. Es lassen sich hier mit Leichtigkeit drei Varietäten unterscheiden: die riesen-grossen Amakrinen mit dicken Zweigen, die Amakrinen mit feiner, strahlenförmiger Verzweigung und die Amakrinen mit wenig ausgedehntem, dichtem Büschel.

1. Die riesengrossen Amakrinen sind recht bedeutende Zellen; ihr Zellkörper ist von mehr oder weniger regelmässiger Gestalt (Fig. 4, *e*). Im Niveau der zweiten Unterschicht angelangt, bildet ihr absteigender Stamm einen prächtigen Stern von dicken, horizontal gerichteten Zweigen. Die divergirenden Ausläufer behalten ihre ursprüngliche Dicke auf eine weite Strecke hinaus; dann werden sie jedoch plötzlich fein und glatt und gleichen von da ab vollständig Achsencylindern (Taf. III, Fig. 4 *m* und Taf. IV, Fig. 2, *b*) Sie durchlaufen als solche noch eine enorm weite Strecke (mehr als 0,7 mm), ohne sich zu verzweigen. Man bemerkt ausserdem noch an ihnen, dass sie, bevor sie mit einer kleinen Anschwellung endigen, ein wenig an Dicke wieder zunehmen. Diese merkwürdigen Zellen sind en face auf Taf. IV, Fig. 2 und en profil auf Taf. III, Fig. 4, *e* abgebildet.

2. Die Amakrinen mit feinem sternförmigem Büschel (panache étoilé) — ich möchte sie lieber in Zukunft die Amakrinen mit strahlenförmigem Büschel (à panache rayonnant) nennen — besitzen die Eigenschaften der analogen Zellen, welche oben bei den Knochenfischen und den Fröschen beschrieben sind. Ich brauche deshalb ihre Beschreibung hier wohl nicht zu wiederholen. Nur möchte ich hinzufügen, dass die strahlenförmigen Fasern von einer ausserordentlichen Feinheit sind und dass sie im Niveau der zweiten Unterschicht

mit varikösen Endknöpfen aufhören (Fig. 5, *h*). In einiger Entfernung vor dem Ende dieser Fibrillen bemerkt man, besonders bei den längeren Fädchen (man findet einige darunter, welche sich fast bis über 1 mm weit verfolgen lassen), dass sie beträchtlich wieder an Dicke zunehmen, und dass ihre Varikositäten voluminöser werden.

3. Die amakrinen Zellen mit kurzem, dichtem Büschel (Taf. III, Fig. 5, *b* und *c*) haben eine birnförmige Gestalt; ihr nach unten ziehendes Fussstück bildet bald nur einen einzigen dünnen Stamm, bald mehrere Stämme oder es tritt sehr bald eine Theilung des einzigen Stammes ein. Die Endverzweigung breitet sich in der zweiten Unterschicht aus und besteht aus geschlängelten, varikösen Aestchen, welche so dicht aneinander liegen, dass es oft schwer ist, den Lauf der einzelnen zu verfolgen. Entsprechend ihrer Gestalt könnte man diese Elemente in kleine (Fig. 5, *c*) und in mittlere Zellen (Fig. 5, *b*) eintheilen.

Um vollständig zu sein, muss ich noch eine andere riesengrosse Zellart erwähnen, welche sich besonders auf den nach der Dogiel'schen Methode angefertigten Präparaten gefärbt vorfindet (Taf. III, Fig. 7, *n*). Die beiden einzigen dicken Ausläufer gehen von zwei entgegengesetzten Punkten des Zellkörpers aus und senken sich in schräger Richtung etwas nach unten, um sich in der zweiten Unterschicht zu verzweigen.

c) Amakrine Zellen der dritten Unterschicht. Man beobachtet ebenfalls drei Varietäten von Zellen unter ihnen: Die Zellen mit fibrillärer, strahlenförmiger Verzweigung, die Zellen mit kurzer und geschlängelter Verzweigung und die riesengrossen Zellen.

1. Die Zellen mit strahlenförmiger Verzweigung sind grösser als die entsprechenden Zellen der zweiten Unterschicht; sie besitzen eine Verzweigung, deren Endfibrillen gerade verlaufen und eine sehr beträchtliche Länge haben (Taf. III, Fig. 4, *b*, *g*).

2. Die Zellen mit kurzer Verzweigung sind euterförmig gestaltet und ziemlich voluminös; sie senden zu der dritten Unterschicht kurze, horizontal verlaufende, variköse und mässig verzweigte Aeste (Fig. 4, *h*).

3. Die riesengrossen Zellen sind vielleicht dieselben Zellen, wie die vorhergehenden, nur von aussergewöhnlichen Dimensionen (Fig. 5, *f*). Wie dem auch sei, jedenfalls finden sich solche riesengrossen Zellen konstant bei allen Vertebraten, doch haben sie bei den Reptilien die grössten Dimensionen. Diejenige Zelle, welche auf Fig. 5, *f* dargestellt ist, stammt von einer ausgewachsenen Eidechse; sie besitzt einen euterförmigen, so voluminösen Zellleib, dass derselbe mit seinem oberen Theil bis nahe an die äussere plexiforme Schicht reicht. Der sehr starke Stamm dieser Zelle zersplittert sich in eine abgeflachte, unregelmässig sternförmige Verzweigung mit dicken, varikösen Aesten.

Bei einer noch sehr jungen Lacerta agilis habe ich einige Zellen dieser

Art vorgefunden, deren Verzweigung von einer wundervollen Regelmässigkeit und von grosser Ausdehnung war. Man sah ausserdem auf einem besonders schön ausgefallenen horizontalen Schnitt durch die Retina, dass alle diese Endverzweigungen zu ein und derselben Ebene hinzogen, wo sie unter einander in innigen Kontakt traten und sich eng verschnürten.

d) Amakrine Zellen der vierten Unterschicht. Abgesehen davon, dass der riesengrosse Typus fehlt, gleichen die Zellen dieser Lage vollständig denen der vorhergegangenen. Man beobachtet also eine kleine Zellart, deren absteigender Stamm eine Verzweigung aus feinen, strahlenförmigen Fädchen bildet (Fig. 4, *b*); dann finden sich ziemlich voluminöse Zellkörper vor, deren absteigender Stiel sich in einen Büschel aus dicken, varikösen, mehrfach verzweigten und sehr verwickelten Fasern auflöst.

e) Amakrine Zellen der fünften Unterschicht. Ich habe in dieser Schicht Verzweigungen aufgefunden, welche von zwei schon oftmals erwähnten Zellarten herrühren: 1. Zellen mit gewundenem, lockerem und relativ kurzem Busch (Fig. 4, *c*), 2. Zellen mit fadenförmigem, strahlenförmigem Endbüschel, dessen Fibrillen, ohne sich zu theilen, eine grosse Strecke in der tiefsten Region der fünften Unterschicht durchlaufen (Fig. 5, *d*).

Zweischichtige amakrine Zellen. Ich bezeichne so multipolare Zellen von halbkugeliger Gestalt, welche unmittelbar über der inneren plexiformen Schicht gelegen sind (Fig. 5, *g*). Von den Umrissen des Körpers dieser Zellen gehen einige horizontale Zweige aus, welche in einiger Entfernung von dem Zellleib plötzlich einen vertikalen Kurs einschlagen und in der fünften Unterschicht einen Plexus von sehr langen und sehr schlanken Fädchen bilden. In den zwei ersten Unterschichten verzweigen sich ebenfalls einige Aeste dieser Zellen, die entweder von den Hauptfortsätzen oder von den Zellkörpern selbst herstammen. Diese Zellen finden sich mit einiger Modifikation auch noch bei den Säugethieren (Taf. V, Fig. 7, *C*) und bei den Fröschen (Taf. II, Fig. 3, *G*).

Ganglienzellenschicht.

Die Retina der Reptilien ist sehr reich an Varietäten von Ganglienzellen. Unter ihnen finden sich einige, deren Protoplasmaverzweigung so fein ist, dass man, um sie zu entwirren, die stärksten Objektive anwenden muss. Andere zeigen vielschichtige Verzweigungen von wahrhaft bewunderungswürdiger Form und Eleganz. Man kann im Allgemeinen behaupten, dass die Reptilien diejenigen Thiere darstellen, bei denen die amakrinen Zellen und die Ganglienzellen den höchsten Grad der Vervollkommnung erreicht haben.

A. Einschichtige Zellen. Ich habe einschichtige Zellen nur in einigen Schichten vorgefunden, vielleicht ist es mir aber nicht gelungen, sie überall, wo sie vorkommen, auch zu färben.

a) Kleine Zellen, welche sich in der vierten Unterschicht verzweigen (Fig. 5, *C* und Fig. 6, *D*, *F*). Die Zellen sind offenbar die grössten ihrer Art; sie entsprechen genau den kleinen Zellen der neunten Unterschicht, welche bei den Knochenfischen und den Fröschen beschrieben worden sind. Sie besitzen einen euterförmigen Körper mit einem aufsteigenden Fortsatz, welcher sich zuerst in drei oder vier Arme theilt, und sich dann in eine flache Endverzweigung auflöst, die sich ganz in der vierten Unterschicht ausbreitet. Sie besteht aus einer aussergewöhnlich grossen Anzahl von gewundenen, varikösen und einander sehr nahe liegenden Aestchen. Im Profil gesehen, sehen diese Verzweigungen wie eine kaffeebraune, granulöse Masse aus und stellen in ihrer Gesammtheit eine in der vierten Unterschicht parallel mit der Oberfläche der Retina verlaufende granulöse, fast kontinuirliche Linie dar. Was den Achsencylinder anbetrifft, so vermuthe ich sein Vorkommen wohl, konnte ihn aber bis jetzt noch nicht durch Färbung sichtbar machen.

b) Ganglienzellen der zweiten Unterschicht (Fig. 6, *I*). Es handelt sich hier um riesengrosse, euterförmige Zellen, welche mit einem sehr robusten, aufsteigenden Fortsatz versehen sind. Nachdem dieser die zweite Unterschicht erreicht hat, spaltet er sich in eine flache Verzweigung mit sehr dicken, gewundenen Armen auf.

c) Ganglienzellen der ersten Unterschicht (Fig. 5, *D*). Zu dieser Art gehören multipolare Zellen von mittlerer Grösse, deren zahlreiche und zarte Fortsätze in dem Gewebe der vierten Unterschicht anfangs eine horizontale Richtung verfolgen, um sich dann nach oben zu wenden, die ganze innere plexiforme Schicht zu durchziehen und endlich in der obersten Partie dieser Schicht einen eng zusammengedrängten, aus feinen, varikösen Zweigen bestehenden Plexus zu bilden. Ausser den direkten Stämmen betheiligen sich noch mehrere feine aufsteigende seitliche Nebenäste (Collaterales), welche ihren Ursprung von dem horizontalen Theile dieser Stämme nehmen, an der Formation des erwähnten Plexus.

B. Mehrschichtige Zellen.

a) Zellen, welche zur zweiten, dritten und vierten Unterschicht ziehen. Es sind dies von allen mehrschichitgen Zellen diejenigen, welche am häufigsten vorkommen. Ihre Gestaltung ist bei den Reptilien von einer wahrhaft bewunderungswürdigen Regelmässigkeit und Eleganz. Man kann zwei Varietäten unterscheiden: dünne Zellen und dicke Zellen; abgesehen von dem im Namen liegenden Unterschiede sind die beiden Zellvarietäten ganz gleich (Fig, 6, *H*, *C*).

Der Körper der Zellen ist bei den multipolaren halbmondförmig und euter- oder pyramidenförmig, wenn sie nur einen aufsteigenden Fortsatz besitzen. Der einzige Stamm oder die verschiedenen aufsteigenden Stämme theilen sich im ersten Theile ihres Verlaufes ein- oder zweimal dichotomisch. Sobald sie

die vierte Unterschicht erreicht haben, nehmen sie fast alle einen horizontalen Verlauf an und bilden hier ihren ersten Plexus mit dichten gewundenen Zweigen. Aus diesem Plexus steigen eine grosse Anzahl feiner, fast geradliniger Aestchen im rechten Winkel nach oben auf, welche in der zweiten Unterschicht angelangt, sich wieder verzweigen und so einen zweiten Plexus mit kurzen gewundenen und sehr varikösen Fädchen bilden. Auf ihrem Durchtritt durch die dritte Unterschicht senden einige dieser aufsteigenden Fortsätze einige kleine gewundene, variköse Seitenzweige ab, aus deren Verschnürung ein lockerer intermediärer Plexus hier entsteht.

b) Zellen zur ersten und fünften Unterschicht. Ich rechne in diese Kategorie gewisse multipolare Zellen von spindelförmiger Gestalt, deren protoplasmatische Zweige sich in der Nachbarschaft der Ganglienzellenschicht, d. h. in der fünften Unterschicht, zu einem sehr lockeren Plexus anordnen. Einige ihrer Zweige betheiligen sich jedoch auch bei der Bildung des in der ersten Unterschicht liegenden Plexus (Fig. 6, *G*).

c) Mehrschichtige Ganglienzellen mit feiner, granulöser Verzweigung. Es kommen hier mehrschichtige Zellen von kleiner Figur vor, welche sehr bemerkenswerte morphologische Charaktere besitzen. Ihre protoplasmatischen Verzweigungen sind von äusserster Feinheit (die zartesten Fäserchen, welche man kennt); sie bilden granulöse, sehr enge Schichten, verwickelte Plexus, die viel dichter sind als wie man sie sonst in den Schichten der plexiformen Zone findet (Fig. 5 *A*, *B* und Fig. 6, *E*).

In Bezug auf ihre Lage und auf die Ausdehnung ihrer Endbäumchen lassen sich unter diesen Zellen folgende verschiedene Typen unterscheiden: 1. Zellen, deren diffuser Endplexus sich in der dritten und der vierten Unterschicht verbreitet (Fig. 5 *A*); 2. Zellen, deren Endbäumchen sich hauptsächlich im Niveau der dritten, vierten und der oberen Hälfte der fünften Unterschicht bildet (Fig. 5 *B* und Fig. 6 *E*). Bei allen diesen Zellen findet sich die Eigenschaft vor, dass ihre Plexus, je mehr sie nach der Peripherie hin gelegen sind, um so feiner und granulöser werden.

C. Diffuse Ganglienzellen. Ich habe bloss eine diffuse Ganglienzelle aufgefunden (Fig. 6, *A*), von grosser Gestalt, halbmondförmig, multipolar und mit aufsteigenden protoplasmatischen Zweigen versehen, welche sich in der ganzen Dicke der inneren plexiformen Schicht verzweigen, ohne die Neigung zu besitzen, einen horizontalen Plexus zu bilden.

In Figur 6, *B* ist eine andere Zelle abgebildet, welche man auch wohl hierher rechnen könnte, doch ist ersichtlich, dass die meisten ihrer Protoplasmazweige sich in der fünften Unterschicht verzweigen und nur einige in der ersten Unterschicht endigen. Diese Zellen gleichen durch ihre spindelförmige Gestalt

denjenigen, welche ich in der fünften Unterschicht der plexiformen Schicht bei den Teleostiern und den Säugethieren gefunden habe.

Autochthone Ganglienzellen der inneren plexiformen Schicht. Ich konnte durch Färbung einige Zellen von eiförmiger oder mitralisförmiger Gestalt zu Gesicht bringen, deren aufsteigende Fortsätze sich in der ersten Unterschicht verzweigen. Vom unteren Pol ihres Körpers geht ein Nervenfortsatz aus, welcher bis zur Sehnervenfaserschicht hinabreicht. Es ist klar, dass wir es hier nicht mit einer amakrinen Zelle der plexiformen Schicht zu thun haben, wie man sie in der Retina der Säugethiere beobachtet, sondern mit einer versprengten Ganglienzelle, welche zu der Kategorie derjenigen Ganglienzellen gehört, deren protoplasmatische Aeste einen einzigen horizontalen Plexus bilden.

Bei der Beschreibung der amakrinen Zellen und Ganglienzellen haben wir in der inneren plexiformen Schicht fünf Unterschichten oder Ebenen von Zellverzweigungen angenommen. Diese Eintheilung in fünf Plexus ist nicht ganz streng durchgeführt; man findet manchmal in dem zwischen der vierten und fünften Unterschicht befindlichen Raum (der bei den Reptilien recht breit zu sein pflegt) und ebenso zwischen der zweiten und dritten Unterschicht protoplasmatische Verzweigungen von Ganglienzellen und amakrinen Zellen, welche hier noch zwei neue mehr oder weniger gut charakterisirte Plexus zu bilden scheinen. Die fünf beschriebenen Plexus entsprechen also denjenigen Plexus, deren Färbung und Studium am leichtesten ist, wahrscheinlich wegen ihrer bedeutenden Entwickelung und der beträchtlichen Anzahl von Verästelungen, welche sie enthalten. Ausserdem scheint es, dass die oft genannten fünf Plexus sich durch die Retina in ihrer ganzen Ausdehnung erstrecken, während die intermediären Plexus sich nur da vorfinden, wo die Retina das Maximum ihrer Dicke erreicht.

Sehnervenfaserschicht.

Durch Färbungen der Retina mit Methylenblau lässt sich feststellen, dass die Fasern dieser Schicht sich in von der Papille ab divergirende Bündel anordnen, welche durch die absteigenden Fortsätze der Müller'schen oder der epithelialen Zellen getrennt sind. Jedes Bündel enthielt zwei oder drei dicke Fasern und eine beträchtliche Anzahl von feinen Faserchen.

Bei jungen Eidechsen konnte ich manchmal feine, kollaterale, aufsteigende Fibrillen bemerken, welche zur unteren Partie der inneren plexiformen Schicht hinziehen und sich dort verzweigen und frei endigen (Fig. 7, *A*). Ich bin nicht im Stande anzugeben, zu was für eine Art von Fibrillen diese Seitenfasern gehören, noch wie sie zu bezeichnen wären; bei erwachsenen Thieren und bei höher entwickelten Säugethieren habe ich sie nie gefunden.

Epitheliale Zellen.

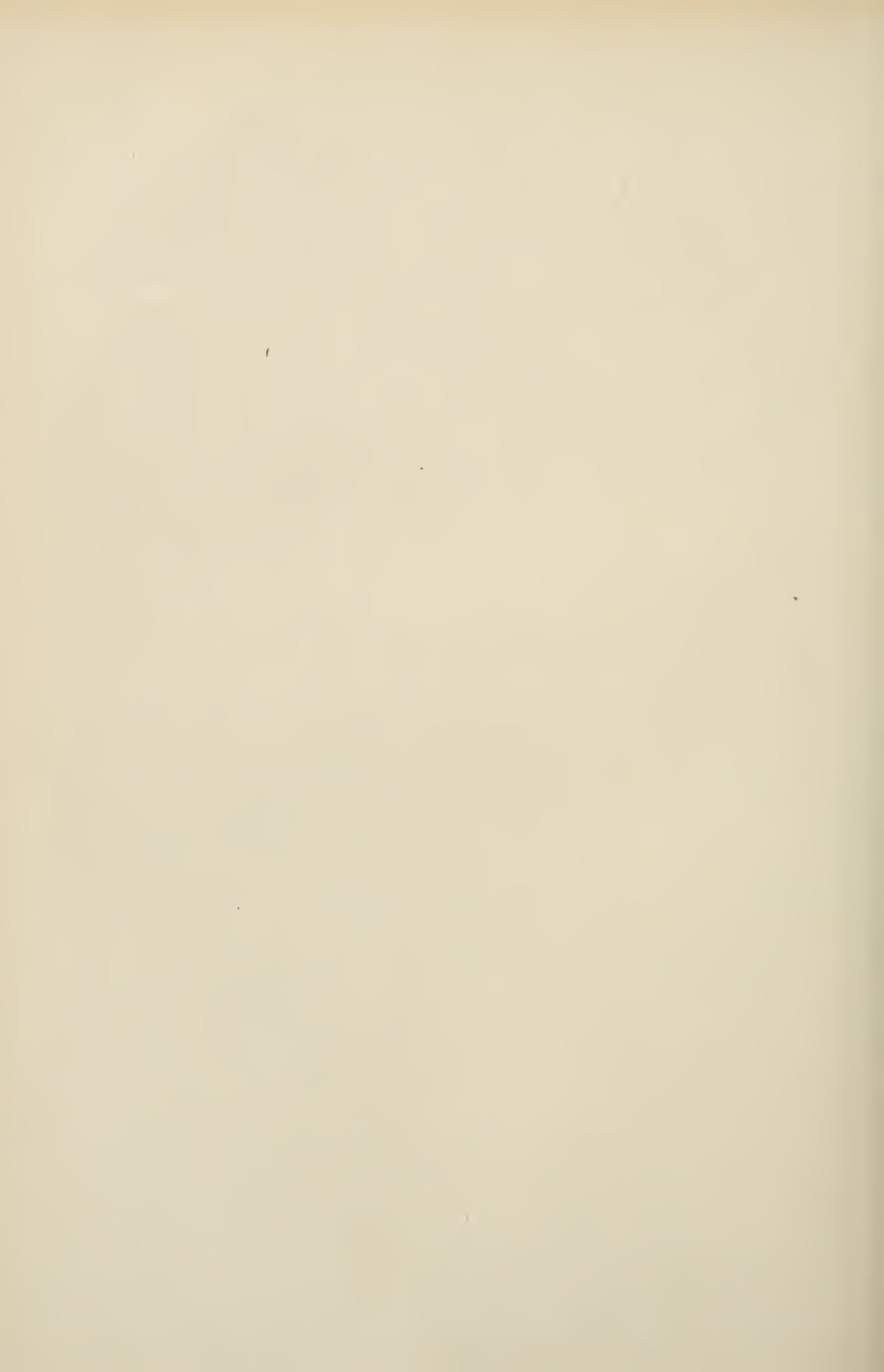
Abgesehen von einigen wenig wichtigen Einzelheiten gleichen diese Zellen denen, welche man in der Retina der Vögel findet (siehe Taf. VI, Fig. 3). Sie unterscheiden sich von ihnen nur darin, dass der absteigende Büschel, der im Niveau der amakrinen Zellen vom Kern der Müller'schen Faser ausgeht, weniger reich an Fibrillen ist; man zählt deren hier nur 4—8, während bei den Vögeln 20—30 absteigende Fibrillen im Büschel vorkommen. Bei ihrem Durchtritt durch die innere plexiforme Zone senden diese Fibrillen seitliche kurze, variköse Nebenzweige (kollaterale) aus, welche wie Flaumfedern aussehen. Diese welligen Reiserchen verschwinden im Niveau der hauptsächlichsten Plexus wieder, oder ihre Anzahl verringert sich doch ganz beträchtlich, während sie dagegen in der Nachbarschaft dieser Plexus sehr vermehrt erscheinen.

Die Theilungen der Müller'schen Fasern in ihrem unteren Abschnitte sind bei den Reptilien und Vögeln schon von mehreren Histologen erwähnt worden, so namentlich von Schiefferdecker[1]); doch werden diese Gebilde mit allen ihren Einzelheiten nur durch Färbungen mit Chromsilber uns sichtbar gemacht.

Wenn man den Sehnerv mit dem eben genannten Reagens behandelt, so nimmt man zwischen den einzelnen Bündeln des Nerven eine grosse Anzahl von sternförmigen Neurogliazellen wahr, welche den beim Frosch vorkommenden sehr ähnlich sind; dagegen habe ich diese Zellen in der Sehnervenfaserschicht der Retina nicht beobachtet.

---

[1]) Schiefferdecker: Studien zur vergleichenden Histologie der Retina. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXVIII.



IV.

DIE RETINA DER VÖGEL.



Vor einigen Jahren habe ich schon eine Mittheilung über die Retina der Vögel gemacht und die Resultate meiner auf diesem Gebiete mit der „schnellen Golgi'schen Methode“ angestellten Untersuchungen mitgetheilt[1]). Ich will mich deshalb in vorliegender Arbeit bei Besprechung der Vogelnetzhaut kurz fassen, einige neuaufgefundene Thatsachen mittheilen und die schon mitgetheilten und bekannten Befunde nur in soweit erwähnen, als sie einer Ergänzung oder Richtigstellung bedürfen. Meine früheren Arbeiten bezogen sich, wie mitgetheilt, auf die verschiedensten Arten der Vögel, neuerdings habe ich mich hauptsächlich mit der Netzhaut der Hühnerarten beschäftigt.

Sehzellenschicht.

Ebenso wie bei den anderen Vertebraten habe ich auch bei den Vögeln die Beobachtung gemacht, dass die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen sich viel leichter mit Chromsilber imprägniren, wie die Aussenglieder; doch trifft man manchmal auch vollständig gefärbte Sehzellen an.

Auf gut gelungenen Präparaten erkennt man leicht, dass zwei Arten von Zapfen in der Vogelretina vorkommen, wie dies Hoffmann beschrieben hat: Die einen sind im Niveau ihres Innengliedes sehr umfangreich, die anderen sehr dünn und zart und unterscheiden sich kaum von den Stäbchen.

Wie aus den interessanten Beobachtungen von M. Schultze hervorgeht, besitzen die Tagvögel eine sehr geringe Anzahl von Stäbchen, während sie bei den Nachtvögeln sehr zahlreich vorhanden sind. Indessen fehlen die Zapfen bei den Nachtvögeln nicht, wenn sie auch recht selten sind.

Die bunten Kugeln der Zapfen, welche von Schultze[2]), Schwalbe[3]),

---

[1]) Cajal: Anatomischer Anzeiger 1889.

[2]) M. Schultze: Ueber Stäbchen und Zapfen in der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III.

[3]) Schwalbe: Mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut. Handbuch der Augenheilkunde von Graefe-Saemisch.

Krause[1]), Dobrowsky[2]), Hoffmann[3]), Beauregard[4]) etc. untersucht und beschrieben sind, erscheinen nach Chromsilberimprägnation, ebenso wie das übrige Protoplasma der Sehzelle, schwarz gefärbt. Bei nicht imprägnirten Zapfen werden sie durch das in dem Osmium-Bichromatgemisch enthaltene Osmium grau gefärbt. Die Farbe der Kugeln lässt sich also nach Behandlung mit diesen Reagentien nicht mehr erkennen.

Schicht der Körner der Sehzellen.

Diese Schicht enthält vier Arten von Körnern oder Kernen der Sehzellen: 1. die Körner der Stäbchen; 2. die der geraden Zapfen; 3. die der schrägen Zapfen und 4. die der Zwillingszapfen.

1. Die Körner der Stäbchen liegen im Allgemeinen in der unteren Hälfte der äusseren Körnerschicht; von den beiden Polen der Zellen gehen je ein aufsteigender und ein absteigender Fortsatz aus, welche beide beträchtlich dick sind. Der letztere, welcher sehr kurz ist, wird nach und nach breiter und endet mit einer nach unten gerichteten breiten Fläche; aus den Umrissen dieser Fläche sieht man freie, horizontal verlaufende Fädchen hervorgehen, welche sich in der untersten Lage oder Schicht der äusseren plexiformen Zone ausbreiten (Taf. IV, Fig. 6, *c*).

Bei den sperlingsartigen Vögeln (dem Sperling, dem Grünfink, dem Buchfink etc.) wenden sich diese „Basilarfädchen“ nach einem kurzen horizontalen Verlauf im Niveau der oberen Schichte der erwähnten Zone nach abwärts und verzweigen sich in der Nachbarschaft der Schicht der horizontalen Zellen. Diese Endästchen erstrecken sich über ein weites Gebiet in der plexiformen Zone, während diejenigen, welche von den Zapfen ausgehen, sehr kurz sind und sich wenig verzweigen (Taf. VI, Fig. 9, *a*).

2. Die Körner der geraden Zapfen liegen bei den Hühnerarten unmittelbar unter der Membrana limitans externa. Sie haben eine eiförmige Gestalt und sind mit einer absteigenden, zarten Faser versehen, welche in der mittleren Lage der äusseren plexiformen Schicht mit einer konischen Anschwellung endigt. Von der unteren Fläche dieser Anschwellung gehen horizontal verlaufende strahlenförmige Fäserchen aus (Taf. IV, Fig. 6, *b*). Manchmal findet man auch Endanschwellungen von Zapfen, welche an der oberen Grenze der plexiformen Schicht liegen; die Fibrillen, welche von ihnen ausgehen, steigen nach unten ab und breiten sich in der mittleren Lage der besagten Schicht aus, ebenso wie die der anderen geraden Zapfen (Taf. IV, Fig 8, *h*).

---

1) Krause: Die Membrana fenestrata der Retina; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1871.

2) Dobrowsky: Zur Anatomie der Retina; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1871.

3) Hoffmann: Zur Anatomie der Retina; — III Vögel; Niederl. Arch. f. Zoologie. Bd. III. Heft 3. 1877.

4) Beauregard: Contribution à l'étude du rouge rétinien; Journal de l'Anatomie et de la Physiol. 1879.

3. Die Körner der schrägen Zapfen unterscheiden sich von denen der geraden Zapfen durch die Richtung ihrer absteigenden Faser und die Art und Weise, wie diese endigt. Die Faser ist sehr lang, steigt in schräger Richtung nach unten, neigt sich in ihrem Verlauf immer mehr zur Seite und verläuft schliesslich, nachdem sie in der plexiformen Schicht angelangt ist, fast vollständig horizontal. Auch ihre Endanschwellung ist schräg gerichtet und reicht bis in die tiefste Lage (innere Lage) der plexiformen Schicht, wo aus ihr eine Anzahl feiner Aestchen hervorgehen, die sich mit derjenigen der benachbarten Zelle kreuzen. Manchmal gehen von der konvexen Seite der absteigenden Faser während ihres unteren Verlaufes noch besondere seitliche Nebenäste ab (Taf. IV, Fig. 3, *c* und Fig. 6, *e*).

Die längsten schräg absteigenden Fasern habe ich in der Retina des Truthahns vorgefunden (Fig. 6, *e*). Es kommen hier Fasern vor, welche in schräger Richtung die plexiforme Schicht in einer Länge von 0,08 mm und mehr durchsetzen und dann während ihres horizontalen Verlaufes vier bis sechs Nebenfasern (collatérales) aussenden, welche sich in der Nachbarschaft der genannten Zone verzweigen.

Endlich kommen schräge Zapfen vor, deren Endanschwellung jenseits der äusseren plexiformen Schicht liegt, d. h. also mitten in der Schicht der horizontalen Zellen, wo sie eine rundliche oder kubische Verdickung bilden (Taf. IV, Fig. 8, *d*). Es ist sehr interessant, dass die Basilarfädchen bei diesen Zapfen oben von der Verdickung ausgehen und sich in demselben Niveau ausbreiten, wie die, welche von den anderen Zapfen abstammen, d. h. in der inneren Lage der plexiformen Schicht.

4. Die Zwillingszapfen färben sich oft sehr schön, auch lässt sich gut wahrnehmen, dass beide Zapfen wohl sich innig berühren, jedoch von einander unabhängig sind, wie dies auch schon von mehreren Autoren beschrieben worden ist. Die zu einander gehörigen Körner sind immer verschieden gross; das grössere von beiden besitzt eine seitliche Facette, in welche das kleinere zum Theil eingelagert ist. Die beiden absteigenden Fasern sind nicht gleich lang, eine Eigenthümlichkeit, die schon bei den Reptilien hervorgehoben wurde. Die eine Faser, welche gewöhnlich von dem grösseren Korn kommt, zieht hinab bis in die unterste Lage der äusseren plexiformen Schicht und bildet dort eine recht voluminöse Anschwellung; die andere Faser reicht bis in die mittlere oder bis in die oberste Lage dieser Schicht. Von den Endanschwellungen beider Fasern gehen zarte Fädchen aus, welche sich in den entsprechenden Plexus der plexiformen Schicht verbreiten (Taf. IV, Fig. 6, *d* und Fig. 8, *f*).

Wie schon oben erwähnt wurde, bilden die schrägen Zapfen in der Retina der Frösche, Reptilien und Vögel einen konstanten Befund; ebenso steht es mit den Zwillingszapfen.

Stellen die schrägen Zapfen Sehzellen dar, welche von den geraden Zapfen physiologisch verschieden sind oder haben wir es nur mit einer topographischen Verschiedenheit zu thun, welche den Zweck hat, die Kontaktoberflächen mit den bipolaren Zellen zu vermehren, ohne dass dadurch die individuelle Ueberleitung der durch sie geleiteten Strömungen leiden soll?

Es ist zur Zeit unmöglich diese Fragen wissenschaftlich genau zu beantworten, wir können nur Vermuthungen aussprechen. Es giebt aber eine Thatsache, welche dafür spricht, dass diesen Gebilden eine spezifische Funktion zukommt. Man findet nämlich in der Retina der Frösche, dass die schrägen Zapfen sich fast alle mit ganz speziellen Stäbchen verbinden, welche grün gefärbt sind (die keulenförmigen Stäbchen Schwalbe's) und die von den gewöhnlichen Stäbchen von rother Farbe sich vollständig unterscheiden lassen. Wenn man nun bei den schrägen Körnern der Reptilien und der Vögel eine ähnliche Eigenschaft vermuthet, so liesse sich annehmen, dass bei diesen Thieren die schrägen Zapfen die Bestimmung haben, zu solchen Zapfen hinzuziehen und sich mit ihnen zu verbinden, welche Kugeln von einer bestimmten Farbe oder irgend eine uns noch unbekannte strukturelle Eigenartigkeit besitzen.

Ebenso ist das nicht minder interessante Problem von der physiologischen Bedeutung der Zwillingszapfen in Dunkel gehüllt. Alles, was sich in dieser Hinsicht behaupten lässt, ist dieses, dass ein jeder der beiden associirten Zapfen seine individuelle Funktion besitzt. Es wird diese Behauptung durch folgende Thatsache bewiesen: Eine jede absteigende Faser breitet ihre Basilarfasern in einem anderen Plexus der plexiformen Schicht aus und setzt sich wahrscheinlich auch mit verschiedenen bipolaren Zellen in Verbindung. Man könnte selbst eine verschiedenartige Lichtempfänglichkeit für eine jede der beiden Zapfen annehmen, nach den Befunden von M. Schultze[1]) und Hoffmann[2]), welche schon vor langer Zeit in dem kleineren Zapfen (dem accessorischen Zapfen) eine gefärbte Kugel nachgewiesen haben, von einer andern Farbennuance, als die in dem Hauptzapfen.

In der Retina der Vögel habe ich keine versprengten (deplazirten) bipolaren Zellen (C. basales externes Ranvier's, kompensatorische Zellen Krause's) gefunden. Ich glaube, dass sie hier vollständig fehlen, denn auch auf mit Karmin- und Anilinfarben gefärbten Schnitten durch die Retina konnte ich sie nicht entdecken. Derselben Ansicht ist Schiefferdecker.

Schliesslich möchte ich an dieser Stelle noch einen Befund erwähnen, welchen ich zwar früher schon an anderer Stelle beschrieben habe, den ich aber auf Grund neuerer Arbeiten noch etwas genauer mittheilen kann: die Stäbchen der Nachtvögel (Käutzchen, Uhu etc.) haben fast dieselbe Form und An-

---

[1]) Schultze: Arch. f. mikr. Anat. Bd. III 1867.

[2]) Hoffmann: Zur Anatomie der Retina; III. Ueber den Bau der Retina bei den Vögeln; Niederl. Archiv f. Zoologie. 1877, Bd. III, Hft. 3.

ordnung, wie die der Säugethiere, und endigen, ebenfalls genau wie bei den Säugethieren, in dem äussersten Theil der plexiformen Schicht, mit einer Nodosität ohne Basilarfädchen[1]). Diese Endkügelchen werden unten umfasst von den aufsteigenden Büscheln bestimmter bipolarer Zellen; die Zapfen, deren Fuss ungefähr ebenso gestaltet ist, reichen tiefer nach unten hinab und treten speziell mit anderen tiefer liegenden Bipolaren mit flachen Büscheln in Kontakt.

Aeussere plexiforme Schicht.

Wie bereits erwähnt worden ist, setzt sich die äussere plexiforme Schicht bei den Hühnerarten aus drei konzentrischen Lagen oder Plexus zusammen*): 1. die äussere Lage wird gebildet von den Basilarfibrillen der Stäbchen und von den Büscheln bestimmter bipolaren Zellen; 2. die mittlere oder intermediäre Lage besteht aus den Endfädchen der geraden Zapfen und den aufsteigenden Verzweigungen einer anderen Art von Bipolaren; 3. die innere Lage setzt sich aus den von den schrägen Zapfen ausgehenden Fibrillen und den oberen Endbäumchen bestimmter anderer Bipolaren zusammen. Hierzu kommen noch die aufsteigenden protoplasmatischen Verzweigungen der horizontalen Zellen, welche sich in allen drei Lagen zu verbreiten scheinen, und ferner die Endverzweigungen der Achsencylinder dieser Zellen. Aus dieser Schilderung kann man sich eine Vorstellung machen von der äusserst komplizirten Zusammensetzung der äusseren plexiformen Schicht bei den Vögeln. Ich glaube indessen, dass diese Schicht bei den verschiedenen Arten der Vögel auch etwas verschieden zusammengesetzt ist, besonders bei den kleinen Vögeln kommt sie mir wesentlich anders vor.

Schicht der horizontalen Zellen.

Bürstenförmige Zellen (Cellules en brosse. Taf. IV, Fig. 6, *h*). Das Vorkommen dieser Zellart hatte ich schon in einer früheren Arbeit beschrieben. Die bürstenförmigen Zellen besitzen kurze, aber sehr zahlreiche Ausläufer; diese steigen nach oben durch die plexiforme Schicht hindurch auf und gleichen in ihrer Gesammtheit den Borsten einer dichten Bürste oder eines Pinsels. Ihre Fasern erreichen den obersten Rand der äusseren plexiformen Schicht. Sehr oft kann man beobachten, dass die Fädchen der Zellen sich zu einzelnen Bün-

---

* Anmerkung des Uebersetzers. Man könnte also auch hier, wie in der inneren plexiformen Schicht sich so ausdrücken, dass die äussere plexiforme Schicht wieder in so und so viele „Unterschichten" zerfiele. Es würde dies aber leicht zu Verwechselungen führen, da einzelne Zellen (Bipolare) in die innere und äussere plexiforme Schicht hineinragen. Es soll deshalb das Wort „Unterschicht" immer einen der konzentrischen Plexus in der inneren plexiformen Schicht bedeuten. In der äusseren plexiformen Schicht, in der die Füsse der Sehzellen und die oberen Büschel der bipolaren Zellen zusammentreffen, sollen die einzelnen Verzweigungsebenen als „konzentrische Lagen" übersetzt und benannt sein. Gr.

1) Loc. cit. p. 358.

deln zusammenlegen, welche zwei oder drei grössere Lücken zwischen sich lassen, in welche sich die Füsse der geraden Zapfen einschieben.

Der Achsencylinder der Zellen zieht in horizontaler Richtung unterhalb der plexiformen Schicht fort und lässt sich verschieden weit, meist 30—40 Hundertstel von Millimetern verfolgen; er endigt mit einer dichten, flachen Verästelung, deren Zweige wie divergirende Dornen aussehen (Fig. 5, *c*). Es scheint, dass die Verzweigungen, welche im Profil Endanschwellungen mit aufsitzenden Reiserchen gleichen, direkt unter den Füssen der geraden Zapfen sich ausbreiten. Ich hatte früher diese eigenthümlichen Endanschwellungen unterhalb der Zapfenfüsse nur bei den Hühnerarten auffinden können, doch neuerdings habe ich auch bei den Spatzenarten (dem Grünfink etc.) besondere sich an dieser Stelle flach ausbreitende Endverzweigungen gesehen, doch bin ich nicht gewiss, ob diese dieselben sind, wie die oben bei den Hühnerarten beschriebenen, oder ob sie eine besondere Art von Verzweigungen darstellen, etwa die Endanschwellungen der Achsencylinder der sternförmigen, horizontalen Zellen. Es handelt sich um horizontale, ziemlich dicke Fasern, welche in einiger Entfernung von der äusseren plexiformen Schicht hinziehen und über eine weite Strecke sich verfolgen lassen. Ehe sie ihre Endverzweigung eingehen, steigen sie in einem Bogen nach oben auf, nehmen an Dicke zu und lösen sich dann in eine kurze, flach ausgebreitete Verzweigung auf, deren sehr zahlreiche Endästchen zwischen die Füsse der Sehzellen aufzusteigen scheinen, wo sie mit einer Knötchenbildung endigen. Diese Endverzweigungen sind ausgedehnter und reichentwickelter als diejenigen, welche bei den Hühnerarten vorkommen.

Sternförmige horizontale Zellen (Fig. 8, *j* u. Fig. 6, *f*). Neben den eben beschriebenen Zellen trifft man noch eine andere Art in dieser Lage an, die sternförmig in der Fläche sich ausbreiten und weniger dichte, aber längere Fortsätze besitzen; sie endigen frei in dem höchstgelegenen Theil der äusseren plexiformen Zone. Ihr Achsencylinder ist anfangs kräftig, dick und zieht nach unten, darauf schlägt er einen horizontalen Verlauf ein, wird nach und nach dünner und durchläuft eine weite Strecke unterhalb der erwähnten Zone. Ueber die Art und Weise, wie er endigt, bin ich noch nicht genügend informirt. Auf Fig. 7, *a* sind zwei sternförmige Zellen in Flächenansicht dargestellt, wie ich sie auf Horizontalschnitten durch die Retina des Huhns gesehen habe. Man nimmt wahr, dass der Achsencylinder während seines ganzen Verlaufes feine seitliche Nebenäste absondert.

Schicht der bipolaren Zellen.

Der Beschreibung, welche ich von diesen Zellen im Anatomischen Anzeiger 1889 gegeben habe, sowie derjenigen Dogiel's (1888) habe ich nur noch einige Worte hinzuzufügen:

Man kann die bipolaren Zellen in zwei Arten eintheilen: 1. die äusseren bipolaren Zellen, welche unterhalb der äusseren plexiformen Schicht gelegen sind; und 2. die inneren oder schmalen bipolaren Zellen, welche das ganze übrige Gebiet in der Schicht der bipolaren Zellen einnehmen.

Der aufsteigende Büschel der äusseren bipolaren Zellen ist sehr reich entwickelt, sehr ausgedehnt und besitzt (wahrscheinlich) keine Landolt'sche Keule; der entsprechende Büschel der dünnen oder inneren Bipolaren geht nicht wie der der äusseren Zellen direkt von dem Zellkörper aus, sondern von einem aufsteigenden Stamm und besteht nur aus einer kleinen Anzahl horizontal verlaufender Fibrillen, welche sich in einer der drei konzentrischen Lagen der äusseren plexiformen Schicht ausbreiten. Eine dieser Fasern verlängert sich zu einer Landolt'schen Keule (Taf. IV, Fig. 8, *o*, *p*.).

Der untere Fortsatz der schmalen Bipolaren sendet oft im Niveau der verschiedenen Unterschichten der inneren plexiformen Schicht seitliche Nebenverzweigungen aus*) und endigt mit einer varikösen Endverzweigung oder manchmal auch mit zwei neben einander liegenden Endverzweigungen (Fig. 8, *s*, *t*). Die meisten absteigenden Fortsätze breiten ihre Verzweigungen in dem zwischen der vierten und fünften Unterschicht gelegenen Raum aus.

Die Endverzweigung des absteigenden Fortsatzes der dicken oder äusseren Bipolaren scheint mit Vorliebe in der fünften Unterschicht sich zu entwickeln, doch ist mir die Färbung dieser Endverzweigung bisher noch so selten geglückt, dass ich definitiv über die Lage derselben noch nichts aussagen will.

Schicht der amakrinen Zellen.

Die Zellen dieser Schicht sind denen aus der Retina der Reptilien fast identisch. Man unterscheidet 1. die mitralisförmigen nervösen Zellen, welche in ausgezeichneter Weise von Dogiel beschrieben sind, und 2. die eigentlichen amakrinen Zellen. Ueber letztere will ich noch ein paar Worte sagen.

Die amakrinen Zellen bilden bei den Vögeln in der inneren plexiformen Schicht fünf übereinander gelegene Hauptplexus. Indessen finden sich in manchen Gegenden der Retina auch eine grössere Anzahl, sechs oder sieben Plexus vor. Man kann also die amakrinen Zellen nach derjenigen dieser Plexus oder der durch diese Plexus in besagter Schicht gebildeten Unterschichten benennen, zu welcher sie ihre Verzweigungen entsenden, mit Ausnahme der nicht schichtenbildenden oder diffusen Amakrinen, welche eine besondere Gruppe bilden.

A. Diffuse Amakrine (Taf. IV, Fig. 8, *C*, *L*). Es sind dies kleine,

* Anmerkung. Das Vorhandensein solcher seitlicher Nebenverzweigungen (arborisations collatérales) ist neuerdings durch eine Arbeit Dogiel's (Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältniss ihres Achsencylinders etc. [1]) bestätigt worden, nur besitzt Dogiel die Gewohnheit, mich nicht zu citiren. Cajal.

[1]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXXI.

euterförmige Elemente, welche in der oberen Gegend der amakrinen Zellenschicht liegen. Ihr absteigender Stamm zersplittert sich, sobald er in der plexiformen Schicht angelangt ist, in einen Büschel mit absteigenden, varikösen und sehr zarten Zweigen, welche mit rundlichen Knöpfchen endigen. Oftmals sieht man im Niveau einzelner Schichten der plexiformen Zone die absteigenden Fasern dieser Büschel sich nochmals theilen und seitliche Nebenverästelungen bilden, wodurch die Zellen das Aussehen von vielschichtig sich verästelnden (poliestratificadas) Zellen bekommen (Fig. 8, *L*).

Bei Betrachtung dieser Zellen fällt die Feinheit und die grosse Anzahl ihrer absteigenden Fasern ins Auge; die Fasern gleichen völlig den Zellausbreitungen der sogenannten Spinnenzellen. Aus diesem Grunde habe ich sie in meiner ersten Publikation neurogliaforme Spongioblasten genannt, mit der Vermuthung, dass sie eine Varietät von Neurogliazellen darstellen. Nachdem ich die Zellen jedoch bei allen Klassen der Wirbelthiere gefunden und genauer untersucht habe, möchte ich sie doch jetzt lieber als eine besondere Varietät der amakrinen Zellen ansehen, welche sich von den anderen Zellen dadurch unterscheiden, dass ihre Verzweigung keine oder eine nur unvollkommene Neigung zur Schichtenbildung verräth.

B. Schichtenbildende amakrine Zellen.

a) Amakrine Zellen der ersten Unterschicht. Ich habe deren zwei Arten aufgefunden: 1. kleine halbmondförmige Zellen, aus deren Umrissen man zarte, gerade, horizontal verlaufende Fortsätze von grosser Länge hervorgehen sieht (Fig. 8, *A*, *B*); 2. grössere Zellen, ebenfalls von halbmondförmiger Gestalt, deren divergirende Zweige bedeutend dicker sind, als die der vorhergehenden (Fig. 8, *C*). Die Zweige beider Zellarten breiten sich strahlenförmig auf der äusseren Oberfläche der inneren plexiformen Zone aus und bilden hier einen ausserordentlich reichen Plexus. Einige der Fäden, welche diesen komplizirten Plexus ausmachen, lassen sich über eine mehr als einen Millimeter weite Strecke verfolgen. Sie behalten hierbei fortwährend denselben Durchmesser und verlaufen vollständig unabhängig von anderen Zellfortsätzen.

b) Amakrine Zellen der zweiten Unterschicht. Ich habe in dieser Schicht dieselben beiden Zellarten vorgefunden, wie sie schon bei den Reptilien beschrieben worden sind: 1. kleine Zellen mit dünnem, absteigendem Stamm, welcher in der zweiten Unterschicht in eine dichte Verästelung, aus kurzen, varikösen Fasern bestehend, zerfällt (Fig. 8, *D*); 2) grössere, euterförmige Zellen mit einem absteigenden Stamm, welcher in der erwähnten Schicht in eine prächtige, flach ausgebreitete, sternförmige Verzweigung sich aufsplittert, deren feine und gerade verlaufende Fasern eine beträchtliche Länge besitzen (Fig. 8, *E*).

c) Amakrine Zellen der dritten Unterschicht. Auch diese gleichen sehr den bei den Reptilien vorkommenden Zellen. Es finden sich zwei Arten

vor: 1. riesige euterförmige Zellen, deren unterer, sehr kräftiger Stamm eine flach ausgebreitete Verzweigung aus dicken, rauhen und wenig zahlreichen Aesten eingeht (Fig. 8, *M*); 2. Zellen von mittlerer Grösse, die monopolar oder multipolar sind und deren Endverzweigung aus sehr gewundenen, varikösen Zweigen von mässiger Länge besteht (Fig. 8, *K*).

Wahrscheinlich kommen in der dritten Unterschicht auch noch Amakrine mit fadenförmiger ausstrahlender Verzweigung vor, wie sie sich bei den Reptilien, Batrachieren und den Säugethieren finden.

d) Amakrine Zellen der vierten Unterschicht. Man findet hier die beiden oft genannten Zellarten: 1. euterförmige Zellen mit flach ausgebreitetem, gewundenem, wenig ausgedehntem Endbäumchen (Fig. 8, *J*); 2. Zellen mit feinem geradem Stamme, welcher mit einer prächtigen sternförmigen Aufsplitterung endigt, die geradlinige, zarte und sehr lange Strahlen besitzt (Fig. 8, *N*).

e) Amakrine Zellen der fünften Unterschrift. Auch hier kommen dieselben zwei Zelltypen vor: der Typus mit kurzem gewundenem Endbäumchen; und der Typus mit sternförmigem langem Endbäumchen (Fig. 8, *i*.)

C. Zweischichtig sich verästelnde Amakrine. Man findet manchmal bei den Sperlingsarten amakrine Zellen mit einem absteigendem Fortsatz, welcher im Niveau der zweiten Unterschicht einen horizontal ausgebreiteten Plexus bilden; aus diesem Plexus gehen wiederum zwei oder mehr absteigende Aestchen hervor, welche im Niveau der vierten Unterschicht angelangt sich von neuem verzweigen und einen zweiten Plexus hier bilden. Die Zellen bilden also zwei übereinander gelagerte Endverzweigungen, welche ziemlich weit von einander gelegen sind.

Schicht der Ganglienzellen.

A. Einschichtig sich ausbreitende Zellen. Folgende Zellarten habe ich hier am häufigsten in der Retina des Huhns angetroffen:

1. Euterförmige Zellen von riesiger Grösse, welche im Niveau der ersten Unterschicht eine flach ausgebreitete, sehr gewundene Verzweigung bilden (Taf. V, Fig. 1, *A*).

2. Euterförmige Zellen von mittlerer Grösse, welche in der zweiten Unterschicht sich in ein variköses Bäumchen auflösen (Taf. V, Fig. 1, *B*).

3. Multipolare Zellen von mittlerer Grösse, mit einem feinen Endbäumchen in der zweiten Unterschicht (Taf. V, Fig. 1, *D*).

4. Kleine, euterförmige Zellen, deren granulirte und äusserst dichte Verzweigung sich in der vierten Unterschicht ausbreitet (Fig. 1, *C*). Diese Zellen, die kleinsten unter den Ganglienzellen, entsprechen den einschichtig sich ausbreitenden Zellen bei den Fischen, Reptilien, Batrachiern und den Säugethieren.

Neuerdings ist es mir noch gelungen bei Sperlingsarten kleine Ganglienzellen derselben Art zu finden, welche jedoch ihre sehr zarte und dichte End-

verzweigungen in der dritten Unterschicht entwickeln. Wahrscheinlich kommen in jeder der fünf Unterschichten solche feine Verzweigungen vor, die von einer sich einschichtig ausbreitenden Ganglienzelle und in jeder Unterschicht solche, welche von einer sich mehrschichtig ausbreitenden Ganglienzelle herrühren. Man sieht hieraus, dass gerade die Retina der Vögel, was die Zusammensetzung der plexiformen Schicht und die Morphologie der Spongioblasten und der Ganglienzellen anbelangt, äusserst komplizirt gebaut ist.

B. Vielschichtig sich verästelnde Zellen. Diejenigen Zellarten, welche ich häufiger gefunden habe, sind folgende:

1. Multipolare Zellen, welche horizontale Plexus für drei Unterschichten liefern: für die zweite, dritte und vierte Unterschicht (Taf. V, Fig. 1, *G*). Eine ausgeführte Beschreibung der Zellen ist wohl überflüssig, da sie vollständig den in den entsprechenden Unterschichten sich ausbreitenden Zellen bei den Reptilien gleichen; vergleiche hierzu Taf. V, Fig. 1, *G* mit Taf. III, Fig. 6, *C* und *H*.

2. Etwas kleinere multipolare Zellen mit zwei horizontalen Plexus: der erste Plexus mit dicken Zweigen liegt in dem äusseren Theil der fünften Unterschicht; der zweite mit feinen Aestchen in der dritten Unterschicht (Taf. V, Fig. 1 *C*). Bei den Reptilien finden sich Zellen, welche den eben genannten sehr ähnlich sind, nur besitzen sie noch feinere Zweige (Taf. III, Fig. 6, *E*).

3. Kleine, multipolare Zellen, welche drei Plexus bilden: den ersten in der fünften, den zweiten in der vierten und den letzten in der zweiten Unterschicht (Taf. V, Fig. 1).

Diese kleinen Ganglienzellen, deren Endbäumchen aus sehr feinen Fibrillen bestehen, sind in der Retina der Sperlingsarten sehr häufig, viel häufiger als ich anfangs glaubte.

Neuerdings habe ich auch bei dem Buchfink und dem Grünfink einige besondere Arten von vielschichtig sich verästelnden Zellen mit feinen Endbäumchen gefunden, so:

1. Zellen, deren aufsteigender, meist einziger Fortsatz drei sehr zarte Plexus bildet, die in der vierten, in der zweiten und etwas unterhalb der dritten Unterschicht gelegen sind.

2. Zellen, deren aufsteigender Stamm sich nach und nach theilt und so zwei feine Plexus bildet, wovon der erste in der vierten, der zweite in der zweiten Unterschicht sich ausdehnt.

3. Zellen mit drei Plexus und zwar: a) etwas unterhalb der vierten, b) in der dritten, c) in der ersten Unterschicht gelegen.

Und noch andere Arten mehr.

Man würde in der inneren plexiformen Schicht der Vögel besser sieben anstatt fünf Unterschichten unterscheiden, denn in den dicksten Partien der Retina findet man stets etwas oberhalb des mittleren Theils der fünften Unter-

schicht noch eine überzählige Unterschicht gelegen; eine zweite solche befindet sich in der dritten Unterschicht etwas oberhalb des centralen Theils derselben.

Alle diese Verzweigungen sind von ausserordentlicher Feinheit; aus den zahlreichen, varikösen, feinen Zweigen entsteht ein dichter Plexus, zu deren Entwirrung man starker Objektive bedarf.

Optikusfaserschicht.

Ich habe hier die Befunde, welche ich bei vorausgegangenen Beobachtungen gemacht habe, bestätigen können. Man findet hier zuweilen einzelne dicke Fasern, welche aus dem Sehnerv stammen, die innere plexiforme Schicht durchsetzen und bis zum Niveau der amakrinen Zellen aufsteigen. Hier zerfallen sie in ein Endbäumchen mit dicken, varikösen und vollständig frei endigenden Zweigen (Taf. V, Fig. 1 *a*, *b*, *d*). Da die Enden dieser Zweige niemals die Grenzen der amakrinen Zellenschicht (der Spongioblasten) überschreiten, so ist wohl anzunehmen, dass diese centrifugalen Fasern dazu dienen, irgend einen Impuls von den optischen Centren im Gehirn den amakrinen Zellen zuzuführen. Das Vorkommen von centrifugalen Fasern war übrigens schon von Monakow[1]) auf Grund von pathologisch-anatomischen Untersuchungen vermuthet worden.*)

* Anmerkung. Neuerdings hat Dogiel[2]) in der Retina der Vögel mit der Methylenblaufärbung ebenfalls die centrifugalen Fasern, welche ich schon 1888 beschrieben habe, nachgewiesen. Nur begeht Dogiel, dessen Untersuchungen sich sonst, wie bekannt, durch Geschick und Gründlichkeit auszeichnen, in der Deutung dieses Befundes einen Irrthum. Er hat in der That die stark varikösen Verästelungen, welche die centrifugalen Fasern im Niveau der Spongioblasten zeigen, wirklich gesehen, doch ist er nicht meiner Ansicht, dass die einzelnen Endäste derselben frei und pericellulär, das heisst in der Umgebung und zwischen den amakrinen Zellen endigen, sondern er glaubt, dass die Aeste der Fasern sich mit den Protoplasmafortsätzen bestimmter Spongioblasten verbinden. Wir hätten es nach dieser Annahme in der Retina mit einer ganz besonderen Klasse von nervösen Elementen zu thun, deren Protoplasmazweige convergirten, um einen Achsencylinder zu bilden, der sich in eine Opticusfaser fortsetzte; ein solcher Befund wäre sehr seltsam und bisher einzig in seiner Art, denn kein moderner Beobachter (wie Golgi, Cajal, Tartuferi, Retzius, van Gehuchten, von Lenhossek, L. Sala, Cl. Sala, C. Caleja, P. Ramon u. a.) hat etwas ähnliches im Bereich des Nervensystems, weder bei den Wirbelthieren noch bei den Wirbellosen, gefunden.

Es ist merkwürdig, dass sich Dogiel diese eigenartige Ansicht aus Präparaten und Schnitten, die ganz ausschliesslich mit Methylenblau gefärbt wurden, gebildet hat, ohne dass er zur Kontrolle andere neue Färbemethoden anwenden zu müssen glaubte. Es war doch Dogiel sicher bekannt, dass ich die Aeste der centrifugalen Fasern als vollständig frei endigende Endäste beschrieben habe, indem ich mich mit dieser Behauptung auf viele, vollständig korrekte und absolut deutliche Schnitte, die mit Chromsilber imprägnirt worden waren, stützte. Dogiel hätte deshalb, anstatt einfach zu erklären, dass ich mich geirrt hätte, die Methode, die mich zu meinen Schlüssen geführt hatte und der wir überhaupt die Entdeckung der centrifugalen Fasern und ihrer Endverzweigung verdanken, auch einmal anwenden sollen; ich bin überzeugt, dass der russische Gelehrte sich dann wenigstens in einem weniger bestimmten Ton über den vorliegenden Gegenstand ausgesprochen hätte.

Ich wiederhole es, dass es wegen der mangelhaften Durchsichtigkeit der mit

[1]) Monakow: Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die optischen Centren und Bahnen; Arch. f. Psych. Bd. XX, 3. 1889.

[2]) Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhalten ihres Achsencylinders. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXXI.

Epitheliale Zellen.

Auf Tafel VI, Figur 4 sind zwei epitheliale Zellen aus der Retina des Huhns abgebildet; man sieht, dass sie denen der Reptilien sehr ähnlich sind und sich nur von diesen durch die Zartheit und die beträchtliche Anzahl der Fasern ihres absteigenden Büschels unterscheiden. Ausserdem sind die Fasern im Niveau der inneren plexiformen Schicht fast ganz glatt; sie besitzen nur ganz kleine ihnen aufsitzende Auswüchse oder Dornen; in dem Niveau der Ganglienzellen werden sie gewunden und nehmen etwas an Dicke zu. Mit Ausnahme der amakrinen Zellen, welche sehr unvollständig geschützt sind, sind die Zellen der Körnerschichten vollständig von den epithelialen Zellen umgeben. Diese besitzen seitlich eine Menge von Facetten und Buchten, in denen die einzelnen Körner, wie in Logen wohlisolirt liegen.

Methylenblau behandelten Schnitte sehr schwer ist, die feineren Beziehungen der Zellen zu einander zu studiren; sich einfach kreuzende Aestchen täuschen zu leicht das Bild eines Netzes, d. h. einer Verbindung der Zellausläufer unter einander vor.

Ich muss heute meine Beschreibung der centrifugalen Fasern von damals vollständig aufrecht erhalten, nachdem ich neuerdings ungefähr zwei Monate lang mich mit der Klarlegung dieser Verhältnisse beschäftigt habe und sowohl die Chromsilber- als auch die Methylenblau-Methode dabei angewendet habe. Auch nach genauer Anwendung der Dogiel'schen Vorschriften bei der Methylenblaumethode konnte ich mich überzeugen, dass die Endverzweigungen der centrifugalen Fasern vollkommen frei endigen.

Auf Schnitten, in denen sich die centrifugalen Fasern mit Methylenblau sehr stark gefärbt haben (Retina der Taube, des Huhns, des Spatzen etc.) sind die Spongioblasten meistens überhaupt nicht oder nur sehr unvollkommen gefärbt. Wenn man hier die Endverzweigung mit einem starken Objektiv (Apochromat von Zeiss 1,30 oder 1,40) untersucht, so lässt sich sehr leicht feststellen, dass sie vollständig unabhängig endigt; manchmal sieht man, dass die Neste den Zellleib oder die Fortsätze der Spongioblasten umgeben, aber niemals lässt sich eine Spur von einer substantiellen Verbindung beider Theile entdecken. Dogiel hat einen einfachen Kontakt irrthümlicherweise für eine direkte Verbindung gehalten. Er giebt übrigens zu, wie auch aus seinen Zeichnungen zu sehen ist, dass manchmal die varikösen Zweige der Fasern sehr schön und vollständig gefärbt erscheinen, während die Spongioblasten und in Folge dessen auch die von ihm behaupteten Verbindungszweige zu den Fasern ungefärbt bleiben, ein Umstand, der allein schon gegen die Ansicht Dogiel's spricht.

Um nun keinen Kontrollversuch versäumt zu haben, habe ich neuerdings von neuem Demonstrationsschnitte durch die Retina bei Tauben und Sperlingen gemacht; ich habe auf ihnen mehr als 150 gut gefärbte centrifugale Fasern wahrgenommen mit den von mir früher beschriebenen, dicken, sehr varikösen Endästen, welche die Spongioblasten umgeben. Manchmal bilden die Endäste um die Spongioblasten herum ein vollständiges Nest, das an das Bett von Nervenfasern erinnert, mit dem der Leib der Purkinje'schen Zellen im Kleinhirn umgeben ist. Die letzten Aestchen steigen manchmal noch nach oben eine ganze Strecke in die innere Körnerschicht hinein auf, überschreiten aber niemals die obere Grenze der Zone der Spongioblasten. Die Thatsache, dass sich manchmal Aestchen finden, welche in die Körnerschicht rückläufig sind, ist von Bedeutung, weil sie gegen die Annahme Dogiel's spricht, denn niemals findet man, weder mit Chromsilber noch mit Methylenblau, eine Spongioblaste gefärbt, deren Fortsätze sich zwischen den Körnern verästelten oder die auf irgend eine Weise rückläufig mehr oder weniger weit die Körnerschicht durchsetzten; jeder Fortsatz einer Spongioblaste steigt sofort nach unten, um die innere plexiforme Schicht zu erreichen, in welcher er seine Endverzweigung bildet. C.

V.

DIE RETINA DER SÄUGETHIERE.



Die Retina der Säugethiere schliesst sich eng an diejenige der niederen Wirbelthiere an. Selbst die Modifikationen, welche man nach oberflächlicher Betrachtung als eigenthümlich für den Menschen oder die Säugethiere halten könnte, wie die Zartheit und die ausserordentliche Anzahl der Stäbchen, die untere Endigung der Stäbchen in Form einer Kugel ohne basilare Fasern, die relativ beträchtliche Dicke der inneren Körperschicht etc. alle diese Charakteristica finden sich mit fast denselben Einzelheiten auch bei den Nachtvögeln und den Knochenfischen.

Ich will hier nicht alle die zahlreichen Arbeiten, welche die Retina der Säugethiere zum Gegenstand haben, aufzählen; ich möchte nur von neueren diejenige von Schiefferdecker[1]), Borysiekiewicz[2]), Kuhnt[3]), Lenox[4]), Tartuferi[5]) und Dogiel[6]) hervorheben, nicht zu vergessen die beiden klassischen Sammelwerke von Schwalbe[7]) und von Ranvier[8]). Ich habe ferner selbst eine vorläufige Mittheilung über diesen Gegenstand veröffentlicht[9]), sowie eine Zusammenstellung in dem Manual de Histologia normal (1889). Ferner wären noch zwei vorläufige Mittheilungen zu erwähnen, eine von E. Baquis[10]) und eine von W. Krause[11]).

---

1) Schiefferdecker: Loc. cit.

2) Borysiekiewicz: Loc. cit.

3) Kuhnt: Histologische Studien an der menschlichen Netzhaut; Jenaische Zeitschrift. Bd. XXIV. H. 1. 1889.

4) Lenox: Graefe's Archiv f. Opthalm. XXXII. H. 1.

5) Tartuferi: Loc. cit.

6) Dogiel: Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen; Archiv f. mikrosk. Anatom. Bd. 38. 1891.

7) Schwalbe: Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane; Erlangen 1887.

8) Ranvier: Traité technique d'histologie; 1875 bis 1882.

9) Ramon y Cajal: Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamiferos. Gaz. sanitaria 10 Diciembre 1891.

10) E. Baquis: Sulla retina della faina; Acat. Anz. No. 13 u. 14. 1890.

11) W. Krause: Die Retina; Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. VIII. H. 9 u. 10. 1891.

Die wichtigen Untersuchungen von Tartuferi und Dogiel über die Morphologie der retinalen Elemente der Säugethiere sind nur zum kleinen Theil durch die kurzen Bemerkungen von d'Ellia Baquis über die Retina des Marders bestätigt worden. Es ist deshalb wohl am Platze die Entdeckungen dieser Gelehrten einer Kontrolle dadurch zu unterwerfen, dass man die von ihnen angewandten beiden Methoden in der Weise kombinirt, dass die mit dem Methylenblau und die mit dem Chromsilber gewonnenen Resultate sich gegenseitig vervollständigen und verbessern.

Diese Aufgabe hatte ich mir bei Untersuchungen, die sich nach einander auf die Retina des Hundes, der Katze, der Maus, des Hammels, des Pferdes und des Ochsen erstreckten, gestellt. Vorerst sei bemerkt, dass die Retina bei allen diesen Thieren eine fast ganz gleiche Struktur besitzt; die folgende Beschreibung gilt also auch in gleicher Weise für alle diese Thiere. Die wahrgenommenen Unterschiede beziehen sich nur auf die relative Dicke der retinalen Schichten und das etwas verschieden grosse Volumen der Zellen; die Struktur selbst aber einer jeden Schicht, sowie die Morphologie einer jeden Zellenart sind sich absolut gleichbleibend bei allen Säugethieren.

Sehzellenschicht.

Meine Untersuchungen können nur die klassischen Beschreibungen, welche wir hiervon besitzen, bestätigen. Wie Tartuferi bemerkt hat, wirkt das Chromsilber stärker färbend auf das Innenglied der Stäbchen und Zapfen, als auf das Aussenglied derselben ein.

Schicht der Körner der Sehzellen.

Ich habe den Beschreibungen der Autoren hierüber, namentlich der von Tartuferi, welcher seine Untersuchungen mit der Golgi'schen Methode anstellte, fast nichts hinzuzufügen. Man sieht auf den Präparaten, dass die Zapfenfaser dick, fast geradlinig ist, dass ihr Kern unterhalb der Membrana limitans externa liegt und dass sie in Form einer konischen Anschwellung mit feinen Basilarfädchen endigt. (Taf. V, Fig. 2, *a*).

Die Stäbchenfasern sind sehr fein, gewunden und varikös; ihr Kern liegt bekanntlich verschieden hoch zwischen der Limitans externa und der äusseren plexiformen Schicht. Er ist von ovaler oder polyedrischer Gestalt und wird von einer ausserordentlich feinen Schicht Protoplasma umgeben.

Die Stäbchenfasern endigen im Niveau der äussersten Partie der plexiformen Schicht mit einer bald rundlichen, bald ovalen Anschwellung und zwar vollständig frei. Man findet diese Thatsache bei allen Thieren, welche sehr feine Stäbchen und dabei eine sehr dicke äussere Körnerschicht besitzen (Taf. V, Fig. 2, *b*).

Die freie Endigung des Korns oder des „unteren Fusses" der Stäbchen tritt oft deutlich bei Färbungen mit Karmin oder Hämatoxilin hervor. Schon M. Schultze hat in seinen Arbeiten über die Retina die Körner als unabhängige Organe und frei endigend richtig abgebildet[1]). Leider verhinderte das herrschende Vorurtheil, welches einen Zusammenhang der Sehzellen mit den vom Nervus opticus herkommenden Fasern forderte, diesen berühmten Anatomen einen Befund zuzugeben, den er richtig beobachtet und gezeichnet hatte. Es ist dies ein sprechendes Beispiel für den Einfluss, welchen eine vorgefasste Meinung selbst auf die besten und ruhigsten Beobachter ausübt.

Dieser Einfluss lässt sich ebenso bei den ausgezeichneten Histologen Tartuferi und E. Baquis bemerken. Die von diesen Autoren angewendeten Methoden gestatteten es ihnen diese Frage definitiv zu lösen. Man sieht auf der der Arbeit Tartuferi's beigefügten Tafel die Stäbchen unten mit freien Kügelchen endigen; doch finden sich auch einige andere, die durch sehr feine Fasern mit der darunterliegenden plexiformen Schicht verbunden sind. Indessen sieht Tartuferi in seinem Text von den Bildern, welche sich ihm so schön gezeigt hatten, ganz ab und behauptet, dass „essa termina in correspondenza della superficie externa della strato reticolare externe e nel punto ove si connette con une fibrilla della rete sottoepiteliale presenta spesso una varicosita"[1]). Es geht aus diesem Satz hervor, dass Tartuferi die Endkugel einfach als eine Varikosität einer Faser ansieht, welche von der Sehzelle als Anastomose zu dem Netz der äusseren retikulären Schicht hinzieht; es geht dies wenigstens aus der Betrachtung der genannten Tafel hervor.

In meiner ersten Arbeit über die Retina[2]) habe ich schon nachgewiesen, dass diese Hypothese haltlos ist. Bei der Beschreibung der Stäbchen der Nachtvögel sagte ich: „Bei den Nachtvögeln sind die Stäbchen sehr dünn und endigen unten frei in Form eines runden sehr kleinen Knotens, ebenso wie die Stäbchen der Säugethiere". In meiner jüngsten Publikation über die Retina der Säugethiere habe ich diesen Satz energisch verfochten, dessen Wichtigkeit für die allgemeine Theorie von dem Zusammenhang der nervösen Elemente der Retina Niemand leugnen wird. Nachdem ich nun mehr als zweihundert gut gelungene Präparate vom Hund, Schwein, Ochsen etc. durchgesehen habe, hat sich für mich dieser Befund mehr und mehr als ganz sicher herausgestellt.

---

[1]) M. Schultze: Arch. f. mikrosk. Anatom. 1865. Bd. 2 u. Handbuch von Stricker p. 992. Man betrachte die klassische Abbildung, welche M. Schultze hier von den Stäbchen und Zapfen gegeben hat und die lange und oft von anderen Autoren wiedergegeben ist (so Schwalbe, Tollt, Frey u. a.). Ausserdem ist für die Unabhängigkeit der Sehzellen im Niveau der äusseren plexiformen Schicht schon Hannover eingetreten. Siehe: La rétine de l'homme et des vertébrés; Paris, 1876. p. 164 u. ff. C.

[2]) Der italienische Satz heisst auf deutsch: „Diese (die Stäbchenfaser) endigt an der äusseren Oberfläche der äusseren retikulären Schicht, und an der Stelle, wo sie sich mit einer Faser des subepithelialen Netzes verbindet, besitzt sie oft eine Varikosität". Gr.

[3]) Anatomischer Anzeiger No. 4. 1889.

Dogiel scheint in seiner Arbeit über die Retina des Menschen der Lehre von der Unabhängigkeit der Sehzellen sich zuzuneigen, denn er sagt: „Obgleich ich eine grosse Anzahl von Präparaten mit sehr vollständiger Färbung der nervösen Elemente der Retina sorgfältig durchmusterte, gelang es mir dennoch keinmal den direkten Zusammenhang zwischen den Füssen der Neuroepithelzellen und den Ausläufern der Zellenelemente des Gangl. retinae zu bemerken“[1]. Auf den dem Werk beigefügten Tafeln stellt er die Endkügelchen der Stäbchen auch vollständig frei dar, doch scheint er in seiner neuesten Arbeit[2]) wieder weniger sicher in dieser Sache zu sein, denn er behauptet, aus diesen Anschwellungen ein oder zwei sehr feine Fäserchen hervorgehen gesehen zu haben, die sich mit der darunterliegenden plexiformen Schicht verbänden.

Konnex der Stäbchen und Zapfen. Die äussere plexiforme Schicht ist bei den Säugethieren in zwei wohl zu trennende konzentrische Lagen geschieden: a) die äussere Lage, oder die der Endkügelchen der Sehzellen und b) die innere Lage oder die der horizontalen Fasern.

a) Die äussere Lage. Diese Zone ist nicht sehr scharf begrenzt; ihr granulöses Aussehen war den Histologen schon früher aufgefallen. Sie wird durch das Zusammentreffen zweier Arten von Fasern gebildet: den Fasern und Endkügelchen der Stäbchen einerseits und den feinen, aufsteigenden Aestchen der Büschel gewisser bipolarer Zellen (der bipolaren, welche für die Stäbchen bestimmt sind [destinées aux bâtonnets]) andererseits. Der Konnex zwischen diesen beiden Arten von Elementen geschieht durch Kontakt, derart, dass die erwähnten Kügelchen in den Winkeln zwichen den Fasern der Büschel der bipolaren Zellen liegen (Taf. V, Fig. 2, *c*).

Manchmal sieht man die Endknöpfchen der Stäbchen bis zur zweiten Lage der plexiformen Schicht absteigen und sich dort mit den dicken Zweigen des Büschels der bipolaren Zellen, welche zu den Zapfen gehören, in Berührung treten, vielleicht auch mit den Fortsätzen der horizontalen Zellen. Doch ist dies Vorkommen sicher selten und schwer zu beobachten.

b) Die innere Lage. Sie setzt sich hauptsächlich aus zwei Ebenen zusammen: Die obere enthält die Füsse oder Endanschwellungen der Zapfen, welche mit ihren seitlich ausstrahlenden Endfasern einen dichten, dünnen, horizontalen Plexus bilden; die untere Ebene besteht aus einem horizontalen

---

[1]) Dogiel: Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen; Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXVIII. p. 320. 1891.

[2]) Dogiel: Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. 2. Mittheilung. Arch. f. mikrosk. Anatom. Bd. XI. Heft I. Juli 1892. Siehe auch die neuesten Aeusserungen in dieser wichtigen Frage: Merkel: Ergebnisse der Anatomie u. Entwickelungsschichte Bd. II. S. 253. Waldeyer: Berliner klin. Wochenschrift 1894. No. 10. Seine Ansichten über Präparate von Kallius und Dogiel. Es bleibt also der Zukunft noch vorenthalten zu entscheiden, wer in dieser prinzipiell wichtigen Frage recht hat. Gr.

Plexus mit feineren Aestchen, deren Mehrzahl aus den flach sich ausbreitenden Büscheln derjenigen bipolaren Zellen herstammen, die ich, um sie von anderen Arten dieser Gattung zu unterscheiden, bipolare für die Zapfen (destinées aux cônes) genannt habe. Der Konnex geschieht hier wieder nur durch Kontakt, denn die basilaren Fädchen der Zapfen, ebenso wie die letzten Ausbreitungen der Bipolaren endigen stets frei.

Die in der zweiten Lage der äusseren plexiformen Schicht von den Endanschwellungen der Zapfen gebildete Reihe, ist von Zeit zu Zeit unterbrochen, um die aufsteigenden Büschel der für die Stäbchen bestimmten Bipolaren durchzulassen. Man beobachtet hier auch zuweilen aufsteigende Endfasern, welche sich in die beiden erwähnten Lagen einmengen; sie stammen entweder von den Protoplasmafortsätzen der darunterliegenden horizontalen Zellen, oder von den Endverzweigungen gewisser Achsenzlinder.

Aeussere horizontale Zellen (äussere Basalzellen). In der Retina des Ochsen habe ich manchmal kleine ovale Zellen getroffen, von deren unterem Theil horizontale Zweige ausgehen, die sich in der äusseren Lage der plexiformen Schicht ausbreiten und vertheilen. Ich konnte nie, vielleicht nur wegen unvollständiger Imprägnation der Präparate das Vorkommen eines absteigenden Fortsatzes konstatiren, und kann deshalb nicht sagen, ob diese Zellen den versprengten (deplazirten) bipolaren Zellen, welche Dogiel bei den Säugethieren gefunden hat (subepitheliale Zellen dieses Autors), entsprechen, oder ob sie nur eine spezielle Varietät der horizontalen oder subretikulären Zellen bildete. Zuweilen sieht man aus den Fortsätzen dieser Zellen, während sie in horizontaler Richtung sich ausbreiten, aufsteigende Dornen (Reiserchen, épines) hervorgehen, welche bis zwischen die Endknöpfchen der Stäbchen empordringen und immer mit kleinen Knötchen endigen.

Schicht der horizontalen Zellen.

Die horizontalen Zellen (Basalzellen, Sternzellen oder subretikuläre Zellen anderer Autoren) sind schon seit langer Zeit bei den Säugethieren gesehen worden, so bei dem Kalb von Merkel[1]) und Kölliker[2]), beim Pferd, wo sie besonders entwickelt zu sein scheinen, von Golgi, Manfredi[3]) und Rivolta[4]), bei dem Menschen von Schwalbe[5]) und Dogiel[6]), bei der Katze

1) Merkel: Ueber die menschliche Retina. Arch. f. Ophthalm. Bd. 22.

2) Kölliker: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. V. Aufl. 1867.

3) Golgi u. Manfredi: Anotationi istologiche sulla retina del cavallo; Accad. di med. di Torino. Agosto 2. 1872.

4) Rivolta: Delle cellule multipolari de formano lo strato intergranuloso o intermedio nella retina del cavallo; Giorn. di Anat. Fisiol. e Patologia degli animali 1871. Anno III.

5) Schwalbe: Handbuch der ges. Augenheilk. Graefe-Saemisch. Bd. I. 1874.

6) Dogiel: Ueber die Retina des Menschen; Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Hist. Bd. I. H 2, 3. 1884.

von Ranvier[1]), und bei einer grossen Anzahl von Wirbelthieren von W. Krause[2]) und Schiefferdecker[3]).

Die Ansicht dieser Autoren über die Natur der horizontalen Zellen ist sehr verschieden. Indessen neigt man allgemein der Ansicht zu, sie als eine Art sternförmiger Stützzellen zu betrachten, deren Ausläufer sich zu einem konzentrischen, fortlaufenden Gewebe verbänden. Dem gegenüber ist auch die Ansicht vertreten, wie bei Rivolta, dass sie als Ganglienzellen zu betrachten seien.

Ebensowenig herrscht über die verschiedenen Arten von Zellen Uebereinstimmung. Nach Schiefferdecker giebt es in der Retina der Säugethiere zwei Arten von Zellen, die konzentrischen mittleren Zellen (meine äusseren horizontalen Zellen) und die konzentrischen inneren (wahrscheinlich meine inneren horizontalen). Die äusseren konzentrischen Zellen (meine versprengten [deplazirten] bipolaren Zellen) sollen bei den Säugethieren nicht vorkommen.

Tartuferi hat ebenfalls zwei Arten von horizontalen Zellen unterschieden: 1. die Sternzellen oder Zellen mittlerer Grösse (cellule stellato o cellule superficiali di grandezza media); sie liegen in dem äussersten Theil der inneren Körnerschicht; 2. die grossen superficiellen Zellen (grosse cellule superficiali), welche unterhalb der ebengenannten liegen. Sie sind charakterisirt durch die Dicke ihrer horizontalen Protoplasmazweige, von denen einige in absteigender Richtung sich in der inneren plexiformen Schicht verlieren, sowie ganz besonders durch das Vorhandensein eines horizontal verlaufenden Astes, welcher alle Eigenschaften eines Achsencylinders aufweist.

Diese beiden von Tartuferi aufgestellten Arten von Zellen bilden nach Dogiel nur eine Klasse (grosse und kleine sternförmige Zellen), sie unterscheiden sich nur durch ihre Grösse, nicht aber durch ihre Eigenschaften, die sowohl bei den grossen als auch bei den kleinen sternförmigen Zellen ganz die gleichen sind. In der That besitzen nach Dogiel diese beiden Arten von Zellen absteigende Protoplasma-Fortsätze, welche sich in der inneren plexiformen Schicht verzweigen; beide haben einen Achsencylinder, der zuerst horizontal, dann vertikal verläuft und schliesslich zu einer Sehnervenfaser wird; beide sind endlich dadurch charakterisirt, dass die horizontalen Fortsätze, die in der äusseren plexiformen Schicht sich verbreiten, in Endbüschel mit kurzen, knotigen, granulirten Fasern sich aufsplittern:

Auf Grund eines sehr eingehenden Studiums dieser horizontalen Zellen bei den Säugethieren, sowohl vermittelst der Methode von Dogiel, als auch vermittelst der von Golgi, möchte ich die Ansicht aussprechen, dass der

---

[1]) Ranvier: Loc. cit. 6. Heft 1882.

[2]) W. Krause: Allgem. u. mikrosk. Anatome. Hannover 1876.

[3]) Schiefferdecker: Loc. cit. p. 362 u. ff.

russische Gelehrte in der menschlichen Retina nur eine Art von sternförmigen oder horizontalen Zellen gesehen und beschrieben hat, die wahrscheinlich den von Tartuferi als grosse cellule superficiali bezeichneten entsprechen. Die kleinere Art der horizontalen Zellen (cellule superficiali di grandezza media o cellule stellato Tartuferi's) fehlt in dem Texte und in den Zeichnungen von Dogiel. Es ist dieses Uebersehen um so erstaunlicher, da sich gerade diese Zellen sehr leicht mit Methylenblau färben lassen, in einer sehr charakteristischen Form sich darbieten und keine absteigenden Protoplasmafortsätze aufweisen (Taf. VII, Fig. 9).

Man kann in der That in der Retina aller Säugethiere (Hund, Katze, Kaninchen, Schwein, Hammel, Ochs etc.) sehr gut zwei Arten von horizontalen Zellen von einander unterscheiden: 1. die äusseren horizontalen Zellen; sie sind kleine abgeplattete Zellen, die sich ganz horizontal in der äusseren plexiformen Schicht ausbreiten; 2. die inneren horizontalen Zellen, welche bedeutend grösser sind.

Aeussere horizontale Zellen (cellule superficiali di grandezza media Tartuferi's). Es sind sternförmige, abgeplattete Elemente, die, wie dies schon Tartuferi bemerkt hat, in dem äussersten Theil der inneren Körnerschicht gelegen sind, fast ganz in der plexiformen Schicht (Taf. V, Fig. 3 *A*, Taf. VII, Figur 7 und 10). In Bezug auf ihre Grösse könnte man Varietäten unterscheiden: Kleine Zellen zwischen 12—20 μ im Durchmesser schwankend, die nach der Schicht der bipolaren Zellen hin kaum vorspringen, und Zellen von sehr grossen Volumen, welche manchmal bis zu 40 μ gross sind, von konischer oder halbmondförmiger hoher Gestalt; der Zellleib ragt stark in die plexiforme Schicht hinein.

Wenn man diese Zellen auf Horizontalschnitten durch die Retina untersucht, so bemerkt man an ihnen eine ausserordentlich grosse Anzahl von horizontalen, divergirenden, varikösen und sich mehrmals verzweigenden Protoplasmafortsätzen. Die letzten Aestchen sind sehr zart, fast geradlinig und endigen nach einem manchmal recht langen Verlauf frei, ohne Endbüschel mit fingerförmigen Fasern zu bilden, wie dies für die Fortsätze der inneren horizontalen Zellen charakteristisch ist. Die äusseren horizontalen Zellen besitzen ferner noch die Eigenthümlichkeit, dass ihre Hauptzweige an den Stellen, wo sie sich dichotomisch theilen, dreieckige Anschwellungen besitzen.

Das Chromsilber färbt die Protoplasmafortsätze mehr oder weniger hellkaffeebraun; mit Methylenblau färben sie sich weniger intensiv.

Wenn es gelingt, alle Zellen in einer gewissen Strecke der plexiformen Schicht zu färben, so nimmt man wahr, dass sie sehr zahlreich sind und dass ihre divergirenden Zweige sich eng und in allen möglichen Richtungen unter einander verschnüren und so einen flachen sehr dichten und reichlichen Plexus bilden (Taf. VII, Fig. 9). In bestimmten Abständen finden sich in dem

durch diese Verschnürungen gebildeten Gitterwerk mehr oder weniger runde Lücken, die zum Durchtritt der Büschel der für die Stäbchen und die Fussenden der Zapfen bestimmten bipolaren Zellen dienen.

Auf Horizontalschnitten durch die Retina ist es sehr schwierig, sich Rechenschaft von der Form der Protoplasmaverzweigungen der äusseren horizontalen Zellen zu geben; man kann jedoch so sehr schön beobachten, dass von der oberen Seite der divergirenden Verzweigungen oft aufsteigende Reiserchen ausgehen, die bis zur Höhe der Sehknöpfchen hinaufreichen.

Der Achsencylinder ist sehr schwer zu finden wegen der ausserordentlich grossen Anzahl und Feinheit der sekundären und tertiären Protoplasmaverzweigungen. Es erklärt sich hierdurch, dass es Tartuferi nicht gelang, ihn zu Gesicht zu bekommen. Ich habe mich ebenfalls lange Zeit vergeblich bemüht. Wenn man indessen aufmerksam Horizontalschnitte mit schön gefärbten Zellen betrachtet, so bemerkt man einen feinen horizontalen Fortsatz, der gewöhnlich von einem querverlaufenden dicken Protoplasmafortsatz ausgeht. Es ist dies der Nervenfortsatz, den ich bei den Vögeln zuerst entdeckt hatte. Dieser Achsencylinder endet nach einem horizontalen, meist gewundenen Verlauf frei, indem er sich in feine, variköse Aestchen auflöst, in der Höhe der superficiellen Lage der äusseren plexiformen Schicht. Auf seinem Wege sendet er in rechtem Winkel sich abzweigende Kollateralen (seitliche Nebenästchen) aus, die sich wieder verästeln und frei in dieser Schicht endigen. Die Kollateralen färben sich ebensowenig wie die Endverzweigungen mit Methylenblau; mir wenigstens ist es nie gelungen, sie so sicher mit Methylenblau zu färben, dass eine Beschreibung derselben möglich gewesen wäre (Taf. VII, Fig. 7).

Innere horizontale Zellen (grosse cellule superficiali nach Tartuferi, grosse und kleine sternförmige Zellen nach Dogiel). Diese Zellen zerfallen in zwei Arten: 1. horizontale Zellen mit absteigenden Protoplasmafortsätzen, 2. horizontale Zellen ohne solche Fortsätze.

a) Die inneren horizontalen Zellen mit absteigenden Fortsätzen sind von Tartuferi, Baquis und besonders von Dogiel schon beschrieben worden. Es sind Zellen von grosser, konischer oder pyramidenförmiger Gestalt, deren Basis nach oben hin sieht und eine Anzahl dicker, horizontaler Fortsätze aussendet, welche die schon von Tartuferi bemerkte Eigenschaft besitzen, dass sie sich fortlaufend und sehr rapide verjüngen, unabhängig von den Theilungen, die sie eingehen (Taf. VI, Fig. 13 u. 12). Diese Protoplasmazweige sind im Allgemeinen viel kürzer als die der äusseren horizontalen Zellen und es ist charakteristisch für sie, dass sie nach einigen dichotomischen Verzweigungen sich in Büschel mit kurzen knotigen, fingerförmigen Fasern auflösen, die wiederum mit einer kleinen Anschwellung endigen (Taf. VI, Fig. 13 und 14, *a* und Taf. VII, Fig. 6, *c*).

Der meist nur einmal vorhandene, dicke, absteigende Protoplasmafortsatz geht von dem unteren Gipfel des Protoplasmakörpers aus, gelangt zur äusseren

Hälfte der inneren plexiformen Schicht und theilt sich meistens in zwei Arme, die in mehr oder weniger horizontaler Richtung nach entgegengesetzten Seiten ziehen. Diese Arme, welche meist im Niveau der zweiten Unterschicht der erwähnten Schicht liegen, theilen sich manchmal zum zweiten und dritten Mal und bilden so einen sehr reichlichen horizontalen Plexus, in anderen Fällen endigen sie, ohne sich zu theilen, indem sie allmählich dünner und zarter werden, bis sie ganz aufhören (Taf. VI, Fig. 12, *a* und Fig. 14). Zuweilen bemerkt man auch anstatt eines absteigenden Protoplasmaastes deren zwei (Taf. VII, Fig. 6, *a*, *b*), welche im spitzen Winkel von einander ziehen, um ebenso wie die aus einem Stamm ausgehenden Zweige mit Bifurkationen zu endigen.

Der Achsencylinder ist sehr dick, er beginnt mit einer konischen Anschwellung und durchläuft in horizontaler Richtung in einiger Entfernung von der äusseren plexiformen Schicht eine enorm lange Strecke; ich habe ihn manchmal über mehr als 0,8 Millimeter hinaus verfolgt, ohne dass es mir gelungen wäre, sein Ende zu entdecken. Er besitzt keine kollateralen Zweige und verändert nie seine Richtung; ich kann mich auch nicht der Ansicht von Dogiel anschliessen, welcher beobachtet haben will, dass die Achsencylinder nach unten hinzögen, um schliesslich Fasern der Sehnervenschicht zu werden. Ich möchte vielmehr annehmen, dass diese Achsencylinder in der äusseren plexiformen Schicht selbst, vermittelst freier Endverzweigungen von grosser Ausdehnung endigen (Taf. VII, Fig. 5, *A*). Ich komme auf diesen sehr wichtigen Punkt noch zurück.

b) Die inneren horizontalen Zellen ohne absteigende Fortsätze sind bisher weder von Tartuferi, noch von Dogiel, ihren Beschreibungen nach zu urtheilen, gesehen worden. Vielleicht haben sie angenommen, dass die absteigenden Fortsätze dieser Zellen sich nur nicht gefärbt hätten. Auch ich war anfangs dieser Ansicht, doch nach Ausführung neuer Versuche mit der Methode von Golgi und der von Dogiel, habe ich mich überzeugt, dass die Mehrzahl der inneren horizontalen Zellen in der That keine vertikalen Fortsätze besitzen; man sieht die untere Fläche des Zellkörpers schön abgerundet hervortreten, ohne dass hier eine Spur auf einen abgeschnittenen oder unvollständig gefärbten Fortsatz hindeutete (Taf. VI, Fig. 12, *b* u. Taf. VII, Fig. 5).

Man könnte unter diesen Elementen zwei Arten unterscheiden: 1. spindelförmige oder halbmondförmige Zellen, deren untere Fläche wenig vorspringt, mit nur wenigen horizontal verlaufenden Protoplasmafortsätzen (Taf. VII, Fig. 5 *A*, *C*); 2. voluminöse Zellen, deren Körper nach unten hin bedeutend prominent ist, mit einer grossen Anzahl divergirender Fortsätze (Taf. VI, Fig. 13 und Fig. 12 *b*).

Der Nervenfortsatz ist sehr dick, geht oft aus einem Protoplasmastamm hervor und erstreckt sich in einiger Entfernung von der äusseren plexiformen Schicht in horizontaler Richtung weit hin. Manchmal beschreibt er, ehe er in hori-

zontaler Richtung weiter läuft, erst einen Bogen, indem er sich dabei etwas nach abwärts wendet.

Nervenfasern, welche sich in der äusseren plexiformen Schicht verzweigen. Wenn diese Schicht schön gefärbt ist, kann man auf Horizontalschnitten drei Arten von nervösen Endfasern unterscheiden: a) dicke Fasern, welche parallel der Oberfläche der Retina verlaufen, mit flachen Verzweigungen von grosser Ausdehnung; b) etwas dünnere, horizontal verlaufende Fasern, die sich in weniger reichlichen Verzweigungen auflösen; c) reichlich verzweigte Fäserchen, deren Stamm aus der inneren plexiformen Schicht emporsteigt.

a) Dicke Fasern, mit sehr ausgedehnten Endverzweigungen. Wir haben hier die wichtigste Thatsache, die meine letzten Untersuchungen mit der Golgi'schen Methode in der Retina der Säugethiere (Katze, Hund, Ochse etc.) zu Tage gebracht hat, vor uns.

Auf Schnitten parallel zur Oberfläche der Retina, besonders wenn diese durch das Verfahren der „Aufrollung" in einen dicken Block verwandelt war, bemerkt man in dem äussersten Theil der inneren Körnerschicht, das heisst also unterhalb der plexiformen Schicht, eine grosse Anzahl dicker horizontaler Achsencylinder, welche sich in allen möglichen Richtungen durchkreuzen. Diese Fasern theilen sich mehrmals dichotomisch, und ihre Zweige ziehen allmählich, je mehr sie sich ihrem Ende nähern, desto mehr nach der Tiefe hin. Sobald die Zweige oder ihre Verästelungen den tiefsten Theil der plexiformen Schicht (die zweite Lage) erreicht haben, werden sie merklich dicker, sehr varikös und lösen sich endlich in eine flache, reiche Endverzweigung mit gewundenen rosenkranzförmigen und divergirenden Aestchen auf, die sich über eine enorm weite Strecke in der erwähnten Schicht hin erstrecken (Taf. VI, Fig. 7). Aus den Umrissen der sekundären und tertiären Aestchen, sieht man kleine aufsteigende „Dornen" hervorgehen, welche bis zwischen die Kügelchen der Stäbchen reichen, d. h. also in der äusseren Lage der plexiformen Schicht mit einer rundlichen Anschwellung endigen.

Wenn die Imprägnation der Retina recht vollständig gelungen ist, so sieht man auf Horizontalschnitten die untere Lage der plexiformen Schicht, wörtlich genommen, ganz angefüllt mit einer ausserordentlichen Menge solcher Verästelungen, die sich wiederum mit den Protoplasmaverzweigungen der äusseren horizontalen Zellen vermengen und so ein wahrhaft erstaunlich reiches und komplizirtes Gitterwerk bilden.

Auf vertikalen Schnitten erscheinen die primären und sekundären Verzweigungen im optischen Durchschnitt und es ist schwer sie zu verfolgen, dagegen sieht man sehr schön die ihnen aufsitzenden, aufsteigenden Nebenstämmchen oder Dornen (épines), welche zu den Endknöpfchen der Sehzellen ziehen (Taf. VI, Fig. 10).

Man bemerkt von Zeit zu Zeit zwischen den sekundären und tertiären Verzweigungen kleine Lücken von polygonaler Gestalt; sie dienen, wie es scheint, den Fussenden der Zapfen zur Aufnahme (Taf. VI, Fig. 8, *a*).

b) Fasern mit wenig ausgedehnten Endbäumchen. Neben den dicken Fasern mit Verzweigungen von so enormer Ausdehnung, finden wir hier noch andere etwas dünnere Fasern, welche dieselbe Lage und dieselbe Richtung haben, ihre Endverzweigungen sind weniger ausgedehnt, haben aber sonst denselben Charakter, als wie die eben geschilderten (Taf. VI, Fig. 8).

Man trifft beide Arten von Endverzweigungen bei allen Säugethieren an (Ochse, Hund, Katze, Kaninchen etc.), aber es scheint, dass ihre Ausdehnung proportional der Grösse der Retina ist. So zeigten sie sich bei einem Kaninchen (15 Tage alt) ziemlich klein und varikös (Taf. VI, Fig. 9), während sie bei den Ochsen sich über eine ganz bedeutende Strecke hin ausbreiteten (Taf. VI, Fig. 7).

Woher kommen diese verästelten Fasern? Ich glaube, dass sie als die Achsencylinder der grossen inneren, horizontalen Zellen betrachtet werden müssen (Zellen ohne absteigende Fortsätze und Zellen mit solchen Fortsätzen). Die relativ dünnen Fasern stellen wahrscheinlich die Achsencylinder der horizontalen Zellen von kleiner Gestalt dar, während die dickeren Fasern die Fortsetzung der Nervenfortsätze der grösseren, inneren horizontalen Zellen darstellen würden.

Die Gründe, welche mich zu dieser Annahme geführt haben, sind folgende:

1. In einem Fall ist es mir gelungen, den Zusammenhang solcher Fasern mit dem Achsencylinder einer inneren horizontalen Zelle ohne absteigenden Fortsatz direkt nachzuweisen (Taf. VII, Fig. 5, *B.*).

2. Die verzweigten Fasern steigen nur unter die Schicht der horizontalen Zellen hinab, wie dies auf einigen Hundert Schnitten, auf denen sich die Achsencylinder schön gefärbt zeigten, nachzuweisen war. Dieser negative Befund ist von Wichtigkeit. Ich kann also nicht der Ansicht Dogiel's beipflichten, welcher behauptet, dass die Achsencylinder der inneren horizontalen Zellen nach kurzem, horizontalem Verlauf in vertikaler Richtung sich nach abwärts wendeten, um zu Fasern in der Optikusfaserschicht zu werden. Uebrigens bekommt man, was diesen Punkt anbelangt, mit Methylenblau genau die gleichen Resultate wie mit Chromsilber; man sieht niemals, dass die verzweigten Fasern ihren Charakter verändern, obgleich man sie über eine weite Strecke hin verfolgen kann. Das Methylenblau färbt, nebenbei bemerkt, sehr oft die Hauptzweige der Verzweigungen, es ist aber nicht im Stande, uns die so charakteristischen sekundären und tertiären Aestchen zu enthüllen.

3. Die Achsencylinder der inneren horizontalen Zellen sind ungefähr ebenso dick, wie die dicken verzweigten Fasern. Ferner ist die Lage und die Richtung der zwei Arten von Fasern die nämliche.

c) Feine Fasern aus der inneren plexiformen Schicht. Manchmal bemerkt man auf Präparaten, die mit dem Verfahren der „doppelten Imprägnation behandelt sind, gewisse zarte Fasern, die von der inneren plexiformen Schicht ausgehen und in vertikaler Richtung bis zur äusseren plexiformen Schicht emporsteigen, wo sie sich in eine Verästelung mit sehr knotigen, horizontalen Zweigen auflösen (Taf. V, Fig. 2, *i*). Diese eigenthümlichen Endfasern finden sich auch bei den Fröschen und Knochenfischen. In manchen Fällen kann man konstatiren, dass sie in der Höhe der inneren plexiformen Schicht einen horizontalen Verlauf einschlagen; hierdurch wird es dann unmöglich, sie ganz zu verfolgen und ihren Ursprung zu entdecken.

Ehe wir die Schicht der horizontalen Zellen verlassen, muss ich noch einer Zellengruppe Erwähnung thun, die von Elia Baquis unter dem Namen der kommunizirenden Pyramidenzellen (cellule piramidali comunicanti) erwähnt sind. Es sind sehr voluminöse, pyramidenförmige Zellen; ihre Basis liegt nach oben und ihr Gipfel stösst unten an die innere plexiforme Schicht. Von ihrer oberen Fläche gehen sehr zahlreiche Fortsätze aus, die zu der äusseren plexiformen Schicht hinziehen. Ihr Gipfel verlängert sich zu einem dicken Stamm, der sich in einen Büschel von Endfasern auflöst, die sich in der Höhe der ersten Unterschicht der inneren plexiformen Schicht auflösen. Da ich diese eigenthümlichen Zellen bei den zahlreichen Arten von Säugethieren, welche ich untersucht habe, nicht aufgefunden habe, glaube ich, dass es sich nur um eine morphologische Modifikation irgendwelcher Zellen handelt, die von Tartuferi, Dogiel oder mir schon beschrieben sind. Es wäre möglich, dass besagte pyramidenförmige Zellen ganz einfach innere horizontale Zellen mit absteigendem Fortsatz (grosses cellules superficielles Tartuferi's) wären, deren Achsencylinder aus irgend einem Grunde sich nicht gefärbt hätte; vielleicht ist die Gestalt und der Endbüschel dieser Zellen bei dem Hausmarder ein wenig anders beschaffen.

Schicht der bipolaren Zellen.

Allgemeines über die bipolaren Zellen. Ich kann die Untersuchungen Tartuferi's und Dogiel's, besonders was die allgemeine Morphologie der bipolaren Zellen betrifft, nur voll bestätigen.

Die Bipolaren der Säugethiere sind viel grösser und unregelmässiger gestaltet, als die der unteren Wirbelthiere; sie besitzen ebenfalls zwei Fortsätze: einen aufsteigenden und einen absteigenden.

Der aufsteigende Fortsatz ist häufig auch multipel vorhanden; er ist sehr dick und bildet in der Höhe der äusseren plexiformen Schicht eine sehr reiche Verzweigung. Der absteigende Fortsatz wendet sich in beinahe gerader Linie nach abwärts, durchkreuzt die Schicht der amakrinen Zellen und endigt mit einer kurzen, sehr knotigen Verästelung in der inneren plexiformen Schicht in wechselnder Höhe.

Die letzten Aestchen sowohl des oberen, wie des unteren Büschels endigen immer, wie bei allen Wirbelthieren, mit mehr oder weniger dicken Knöpfchen und vollständig frei. Diese Thatsache ist so leicht zu konstatiren, besonders bei dem unteren Büschel der Bipolaren, dass, wenn man nicht die missliche Macht eines bestehenden Vorurtheiles kennte, man nicht verstehen würde, wie zwei so treffliche Beobachter wie Tartuferi und Dogiel hier Netze beschreiben konnten, welche durch Anastomosen zwischen den Büscheln benachbarter Zellen entstanden sein sollten.

Dogiel beschreibt eine Art von Fasern in den oberen Verzweigungen, welche alle Eigenschaften einer Landolt'schen Keule besitzen soll. Es ist mir nicht gelungen, solche Fasern in meinen Präparaten zu finden, obgleich ich in den letzten Monaten auch mit Methylenblau die Retina des Hundes, des Hammels und des Ochsen häufig daraufhin untersucht habe. Mit der Golgi-schen Methode gelingt es niemals, auch nicht, wenn man die doppelte oder dreifache Imprägnation anwendet, eine solche Faser zu imprägniren; es ist dies um so seltsamer, als sich mit Chromsilber die Landolt'schen Keulen bei Fröschen, Reptilien und Vögeln sehr schön färben.

Die verschiedenen Arten bipolarer Zellen. Wenn man die bipolaren Zellen der Säugethiere aufmerksam mit einander vergleicht, bemerkt man bald Verschiedenheiten, die sich hauptsächlich auf die Höhe und auf die Form des aufsteigenden Büschels beziehen. Diese Verschiedenheiten in Verbindung mit anderen physiologischen Eigenthümlichkeiten, welche einzelne bipolare Zellen besitzen, lassen drei Arten von Zellen unterscheiden: 1. Bipolare Zellen mit vertikal sich ausbreitendem Büschel oder Bipolare für die Stäbchen; 2. bipolare Zellen mit in der Fläche sich ausbreitendem Büschel oder Bipolare für die Zapfen; 3. bipolare riesige Zellen mit sehr ausgedehntem oberem Büschel.

1. Bipolare Zellen mit aufsteigendem Büschel. Tartuferi hat nur diese einzige Art von Bipolaren beschrieben. Man sieht auf seinen Zeichnungen stets die Aestchen des oberen Büschels nach oben ziehen und allmählich dünner werden. Es ist dies übrigens ganz erklärlich, da gerade diese Zellen sich mit der Golgi'schen Methode sehr leicht und regelmässig färben. Umgekehrt scheint es, dass es Dogiel nur gelungen ist, die zu den Zapfen gehörigen Bipolaren zu färben, weil alle Zellen dieser Art, welche er abgebildet hat, einen oberen Büschel mit horizontal sich ausbreitenden, sehr spärlichen Endfasern aufweisen. Die Bezeichnung, welche Dogiel für die Fortsätze, welche zu der äusseren plexiformen Schicht ziehen, anwendet („horizontale Fasern"), spricht ebenfalls für meine eben geäusserte Ansicht.

Die Bipolaren mit vertikal aufsteigendem Büschel, für die Stäbchen bestimmt (Taf. V, Fig. 2), sind sehr dick und von ovaler oder halbmondförmiger Gestalt. Die Anzahl ihrer Zweige variirt sehr; diese theilen sich in spitzen

Winkeln, und die Nebenästchen, welche dadurch entstehen, theilen sich fort und fort weiter, steigen bis zur Höhe der oberen Lage der äusseren plexiformen Schicht auf und endigen hier in wechselnder Höhe.

Die durch die sekundären und tertiären Theilungen der Aestchen entstandenen Winkel sind gewöhnlich abgerundet und die zwischen den aufsteigenden Fasern bleibenden Zwischenräume haben genau die Grösse und Form der Endkügelchen der Stäbchenfasern.

Wie schon oben bemerkt, haben diese Zwischenräume die Bestimmung, die Endkügelchen der Stäbchen aufzunehmen und mit ihnen nervösen Kontakt einzugehen. Eine bipolare Zelle empfängt also den Lichtimpuls von mehreren Stäbchen. Man kann diesen Zusammenhang direkt auf einigen Präparaten sehen, wo das Chromsilber gleichmässig beide Theile dieser nervösen Uebertragungsvorrichtung gefärbt hat. (Taf. V, Fig. 2, *c* u. Fig. 4, *a*.).

Die absteigende Faser ist sehr lang, sie durchkreuzt die ganze innere plexiforme Schicht; direkt über der oberen Fläche der Ganglienzellen (Fig. 2 *n*) zersplittert sie in eine kurze Verzweigung mit dicken, rosenkranzförmigen Aesten, deren Enden runde oder ovale Verdickungen besitzen. Manchmal schien es mir, als wenn die Endverzweigung sich in einer der Unterschichten der inneren plexiformen Schicht auflöste; in noch anderen Fällen beobachtet man schliesslich so einfach gestaltete Verzweigungen, dass sie nur in einer Bifurkation mit kurzen divergirenden Zweigen bestehen, die mit Endknöpfchen endigen.

Die Ausdehnung des aufsteigenden Büschels ist sehr verschieden. Man könnte in Bezug auf diesen Punkt die für die Stäbchen bestimmten Bipolaren in riesige und kleine Zellen eintheilen; zwischen diesen beiden Arten kommen aber alle Uebergänge vor. Die grössten Zellen haben einen oberen Büschel mit so reichlichen aufsteigenden Fasern, dass diese mit 15 bis 20 Kügelchen von Stäbchen in Beziehung treten können, während die kleinsten (Taf. V, Fig. 2) eine sehr kleine Anzahl aufsteigender Fädchen besitzen und deshalb nur 3 bis 4 Kügelchen zwischen sich aufnehmen.

2. Bipolare Zellen mit horizontal sich ausbreitendem Büschel für die Zapfen. Sie kommen in jedem Niveau der Schicht der Bipolaren vor, doch sind sie am häufigsten in der Nähe der amakrinen Zellen. Der obere Büschel erreicht die tiefe Lage der äusseren plexiformen Schicht und breitet sich dort horizontal über eine viel weitere Strecke aus, wie der Büschel der Bipolaren, welche zu den Stäbchen ziehen (Taf. V, Fig. 2, *e* und Fig. 4, *b*, *d*, *c*, *e*). Die letzten Zweigelchen, die sehr fein und lang sind, besitzen niemals aufsteigende „Dornen“ und endigen, nachdem sie sich vielfach mit den Zweigen der benachbarten bipolaren Zellen verschnürt haben, völlig frei. Der so gebildete Plexus, dessen Zweige sich in horizontaler Richtung unterhalb der Fussenden der Zapfen ausbreiten, setzt sich sehr wahrscheinlich in Verbindung mit der Basis und den Endfasern dieser letzteren, während die Fasern derjenigen

Bipolaren, von denen oben die Rede war, niemals die äussere Lage der äusseren plexiformen Schicht, wo die Endkügelchen der Stäbchen endigen, erreichen; und während andererseits die Kügelchen der Stäbchen nie, oder doch nur sehr selten, bis zur zweiten Lage, d. h. bis in die Region der Zapfenfüsse hinabreichen.

Man findet also bei den Säugethieren, ebenso wie bei den Knochenfischen zwei verschiedene Leitungswege für die zwei Arten von Lichtbewegungen: der erste geht durch die Zapfen etc., der zweite durch die Stäbchen etc. Indessen glaube ich nicht, dass diese beiden Wege vollständig isolirt sind; ich nehme nur an, dass eine Art von Lichteindrücken in einem jeden der beiden Wege vorherrschend geleitet wird. Nach dem, was zur Zeit zu beobachten ist, kann man unmöglich annehmen, dass die wenigen Kügelchen der Stäbchen welche bis zur zweiten, tiefen Lage der äusseren plexiformen Schicht herabreichen, nicht auch die Büschel der Bipolaren, welche zu den Zapfen gehören, berühren sollten, sondern ausschliesslich mit den Zweigen der zu den Stäbchen gehörigen Bipolaren, welche sehr tief liegen, in Kontakt seien. Der untere Fortsatz reicht bis zur inneren plexiformen Schicht herab und bildet dort eine flache sehr variköse Verzweigung, die oft feiner ist, als die der Bipolaren mit aufsteigendem Büschel (Fig. 4). Diese Endverzweigungen ordnen sich in fünf Schichten oder übereinander gelagerte Plexus an, deren Lage mit der der „Unterschichten" der oben erwähnten Schicht koïnzidirt. Die Verzweigungen, welche in der fünften Unterschicht liegen, berühren auch wohl die obere Fläche gewisser Ganglienzellen, wenn dies Vorkommen auch recht selten ist. Manchmal beobachtet man ausser der Endverzweigung noch einige kollaterale Aestchen, welche sich in einer mehr nach aussen gelegenen Ebene verzweigen, doch gilt dies nur als Ausnahme, im Gegensatz zu dem, was man bei den Fröschen, Reptilien und Vögeln findet, wo dies in der Regel der Fall ist.

Der Umstand, dass die absteigenden Büschel der Bipolaren sich bei den Säugethieren in verschiedene Zonen in der inneren plexiformen Schicht lagern, ist schon von Dogiel bei Beschreibung der Retina des Menschen erwähnt worden. Dieser Befund erlangt jedoch erst seine grosse Bedeutung in Verbindung mit einer anderen Thatsache, welche ich durch fortgesetzte Untersuchungen bei allen fünf Klassen der Wirbelthiere nachweisen konnte, nämlich, dass zu einer jeden dieser Zonen, welche wir Unterschichten genannt haben*, auch eine schichtenbildende Ganglienzelle hinzieht und dort mit Verästelung endigt. Es können also die letztgenannten Zellen den Lichtimpuls der ihnen von den zu den Zapfen gehörigen Bipolaren übermittelt wird, aufnehmen und ihn „individualisirt" bis zu optischen Centren weiterleiten. Eine solche Uebertragung könnte an den verschiedensten Stellen in ein und derselben Unterschicht zwischen den Endverzweigungen der zu den Stäbchen gehörigen Bipolaren und anderen einschichtig verzweigten Ganglienzellen stattfinden. Es ist leicht verständlich, dass,

* Anmerkung des Uebersetzers: Vgl. Anmerkung S. 44.

wenn man die Hypothese Tartuferi's und Dogiel's von dem Vorkommen fortlaufender Netze im Niveau der verschiedenen Unterschichten der plexiformen Schicht annimmt, eine individuelle Ueberleitung der von den einzelnen Zellen empfangenen Lichteindrücke, aus denen sich das retinale Bild zusammengesetzt (Punkte, Linien, verschieden gefärbte oder beleuchtete Flächen) nicht angenommen werden kann. Wie soll sich bei Annahme so vieler nervöser, netzförmiger Verbindungen der Zellen untereinander die isolirte Leitung und Wahrnehmung eines einzigen Eindrucks, beispielsweise eines Punktes erklären lassen?

3. Bipolare riesige Zellen. Obgleich man diese Zellen in die Kategorie der Bipolaren, welche für die Zapfen bestimmt sind, rechnen könnte, ziehe ich doch vor, sie besonders zu beschreiben. Es handelt sich um konische oder pyramidenförmige Zellen, die sehr voluminös sind und unmittelbar unter der äusseren plexiformen Schicht liegen (Taf. V, Fig. 2, *f* und Fig. 4, *g*). Von ihrer oberen Fläche gehen sehr zahlreiche divergirende Fortsätze aus, welche sich zu wiederholten Malen verzweigen und sich in horizontaler Richtung über eine ganz beträchtliche Strecke hin ausbreiten. Der durch diese Verästelungen gebildete Plexus scheint in der zweiten Lage der plexiformen Schicht zu liegen. Die Verzweigung ist gewöhnlich horizontal ausgebreitet, wie man auf Taf. V, Fig. 2, *f* sieht, und scheint hauptsächlich mit den Fussenden der Zapfen in Beziehung zu treten. In einzelnen Fällen (Taf. V, Fig. 4, *f*, *g*) bemerkt man auch aufsteigende Dörnchen, welche sich nach der ersten Lage zuzuwenden scheinen, wo die Kügelchen der Stäbchen liegen.

Der absteigende Fortsatz verhält sich ebenso wie der der anderen Bipolaren, das heisst also er zerfällt in der Höhe der inneren plexiformen Schicht in eine flache Verzweigung, die sehr varikös und gewunden ist. Alle bisher betrachteten Verzweigungen schienen mir in der fünften Unterschicht zu endigen, doch gab die auf Taf. V, Fig. 4, *f* abgebildete Zelle einen Zweig zur dritten Unterschicht ab.

Die riesigen bipolaren Zellen scheinen weder von Tartuferi noch von Dogiel gesehen worden zu sein. Ich finde jedoch auf einer Zeichnung von Dogiel eine Zelle, die er, wie aus dem Text hervorgeht, als eine sternförmige Zelle (meine inneren horizontalen Zellen) betrachtet; ihr Charakter erinnert sehr an die bipolaren riesigen Zellen; sie besitzt auch solch einen kleinen varikösen absteigenden Büschel.

Schicht der amakrinen Zellen.

Allgemeines. Tartuferi hat in seiner mehrfach erwähnten Arbeit mehrere Arten von amakrinen Zellen oder von Spongioblasten unterschieden: 1. Spongioblasten mit einem kurzem, relativ dickem Fortsatz, der sich mehrmals theilt und schliesslich mit seinen Verzweigungen einen grossen Theil der inneren plexiformen Schicht anfüllt. Wahrscheinlich gehören sie, wenigstens nach den Zeichnungen von Tartuferi zu urtheilen, zu den Zellen, welche ich in der Retina der Vögel

neurogliaforme Spongioblasten (diffuse amakrine Z.) genannt habe. 2. Spongioblasten mit einem Stamm, der zuerst ungetheilt nach abwärts steigt und sich dann in horizontale, wenig zahlreiche Aestchen zersplittert. Sie entsprechen ohne Zweifel meinen euterförmigen Spongioblasten mit geradem Stamm, der sich in eine horizontale Verzweigung auflöst. Es sind dies die am häufigsten vorkommenden Amakrinen. 3. Voluminöse Spongioblasten von Mitralisform, deren Körper sich in zwei oder mehr Fortsätze verlängert, die sich über den äusseren Theil der inneren plexiformen Schicht ausdehnen. Es sind wahrscheinlich die Spongioblasten, die sich in der Höhe der ersten Unterschicht verzweigen.

Tartuferi hat die Arten nach ihren morphologischen Charakteren eingetheilt, diese sind jedoch im Vergleich zu anderen Charakteren von geringer Bedeutung, zum Beispiel: der Form der Endverzweigung und der Unterschicht in der plexiformen Schicht, in der die Zellen sich verzweigen Die Form der Zelle und ihrer Verzweigung richtet sich nach der Unterschicht, in welcher die letztere sich ausbreitet, so sind die amakrinen Zellen der ersten Unterschicht, wo ein absteigender Ast überflüssig ist, multipolar und mehr oder weniger abgeflacht, während die der vierten und fünften Unterschicht, mit wenigen belanglosen Ausnahmen, alle einen vertikalen geraden Stamm besitzen, der sich nur im Niveau des Plexus, an dessen Bildung sie sich betheiligen, verzweigt.

Die Thatsache ist sehr wichtig, dass die euterförmigen amakrinen Zellen konzentrische, übereinander gelagerte Plexus bilden, welche mit denen der Ganglienzellen und der Büschel der Bipolaren zusammenfallen. Ich habe diesen Befund schon früher in der Retina der Vögel gemacht aber zuerst nur zwei Plexus oder fibrilläre Lagen in der inneren plexiformen Schicht angenommen; im Verlauf meiner weiteren Untersuchungen über die Retina der Frösche und Reptilien [1]) lernte ich jedoch deren drei oder vier unterscheiden. Diese sogenannten „Unterschichten" in der inneren plexiformen Schicht sind gebildet hauptsächlich durch das Zusammenstossen und sich Verschnüren 1. der Büschel der euterförmigen amakrinen Zellen mit absteigendem, geradem, langem Stamm, 2. der flach sich ausbreitenden Verzweigungen der Ganglienzellen, 3. der unteren Büschel der bipolaren Zellen. In einer späteren Arbeit über die Retina der Säugethiere [2]) konnte ich ein ähnliches Verhalten konstatiren, obgleich hier die durch die horizontalen Büschel der euterförmigen Amakrinen gebildeten Schichten weniger deutlich wie bei den niederen Wirbelthieren gebildet sind.

Kürzlich hat Dogiel [3]) in einer Arbeit, welche beinahe zur selben Zeit wie meine Untersuchung über die Retina der Säugethiere erschienen ist, in der menschlichen Retina zwei Arten von Spongioblasten beschrieben: die nervösen

[1]) Cajal: Pequenas contributiones etc., III. La retine de los batracios y reptiles 1891.
[2]) Cajal: Notas preventivos sobre la retina y gran simpatico de los mamiferos, 1891.
[3]) Dogiel: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVIII.

Spongioblasten und die Spongioblasten ohne Achsencylinder (meine amakrinen Zellen).

Nicht ohne einige Ueberraschung bemerkt man, dass von den nicht nervösen Spongioblasten Dogiel nur diejenigen beschreibt, welche ich diffuse oder nicht schichtenbildende Zellen (non stratifiées) genannt habe, ausgenommen einiger Elemente, welche zu den einschichtigen Zellen der ersten Unterschicht gehören. Die lange und merkwürdige Reihe der zu einer Schicht gehörigen Spongioblasten mit geraden Stamm, welche konzentrische Plexus bilden, fehlen in der Arbeit des russischen Gelehrten. Man begreift dies, wenn man weiss, dass das Methylenblau, welches Dogiel ausschliesslich angewendet hat, fast keine der zu einer Unterschicht gehörigen amakrinen Zellen färbt; fast nur die diffusen Amakrinen werden auf diese Weise imprägnirt. Taf. VII, Fig. 8 enthält amakrine Zellen, wie sie sich nach Anwendung der Ehrlich-Dogiel'schen Methode zeigen.

Ausser den genannten Spongioblasten erwähnt Dogiel noch solche, welche folgende Eigenthümlichkeit haben sollen: Die verzweigten Aestchen, welche von der unteren Fläche des Zellkörpers ausgehen, bilden einen sehr reichen Plexus, welcher einen grossen Theil der inneren plexiformen Schicht einnimmt; durch die Vereinigung einiger Fibrillen dieses Plexus sollen Achsencylinder entstehen, welche schliesslich zu Optikusfasern würden. Ich konnte meinerseits diesen merkwürdigen Zusammenhang in keiner Retina irgend eines Thieres finden und ich bin überzeugt, dass Dogiel zu dieser eigenthümlichen Ansicht nur durch die für die Darlegung der feinsten Endausläufer der Zellen nicht ausreichenden Methode mit Methylenblau geführt worden ist. Es würde auch ein solcher Befund, wenn er sich bewahrheitet hätte, in der Wissenschaft ganz vereinzelt dastehen; denn selbst bei den wirbellosen Thieren, wo man mit viel mehr Anschein eine ähnliche Hypóthese aufgestellt hatte, haben jetzt die Untersuchungen von Retzius[1]) und von Lenhossek[2]) gezeigt, dass der Achsencylinder immer eine Verlängerung eines einzigen Zellfortsatzes darstellt.

Die nervösen Spongioblasten, d. h. also die, welche einen Achsencylinder aussenden, der sich mit einer Sehnervenfaser verbindet, sollen sich nach Dogiel bei dem Menschen ganz besonders verhalten. Nachdem sich die Protoplasmafortsätze mehrmals verzweigt haben, sollen sie einen horizontalen Plexus bilden, der bald im äusseren Drittel, bald in der Mitte, bald im inneren Drittel der inneren plexiformen Schicht gelegen ist. Es würden hiernach also drei Arten von nervösen Zellen in der Schicht der amakrinen Zellen zu unterscheiden sein, je nach der Höhe in der plexiformen Schicht, in der sie ihre Protoplasmaverzweigungen ausbreiten.

---

1) Retzius: Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen; Biolog. Untersuchungen. Neue Folge I, 1890.

2) v. Lenhossek: Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern beim Lumbricus; Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 39. 1892.

Wenn man die Zeichnungen Dogiel's aufmerksam betrachtet, gelangt man zu der Ueberzeugung, dass Dogiel sich getäuscht hat, indem er höchst wahrscheinlich die nicht nervösen Spongioblasten der dritten, vierten und fünften Unterschicht als Nervenzellen beschrieben hat.

Um sich zu überzeugen, wie leicht man sich bei Anwendung von Methylenblau täuschen kann, braucht man bloss die Zelle auf Tafel V, Fig. 7, *C* mit der Dogiel's auf seiner Tafel XXII, Fig. 13, *C* zu vergleichen. Die beiden Figuren geben offenbar dieselbe Art von Spongioblasten wieder, aber während man bei Dogiel kaum einige Ausläufer sieht, finden sich auf meiner Zeichnung eine grosse Anzahl davon wiedergegeben. Der eine derselben, welcher bis in die Nähe der Ganglienzellen hinabreicht, könnte, wenn er unvollständig gefärbt ist, für einen Achsencylinder gehalten werden; glücklicherweise hat das Chromsilber im Gegensatz zu dem Methylenblau nicht nur den absteigenden Fortsatz, der den Anschein eines Nervenfortsatzes besitzt, gefärbt, sondern auch die ausserordentlich feinen Fibrillen seines Endbüschels, der sich in der Höhe der fünften Unterschicht ausbreitet. Wenn ich die meisten Spongioblasten, die Dogiel mit Methylenblau gefärbt hat, mit denjenigen, welche ich mit Chromsilber gefärbt habe, vergleiche, so komme ich zu gleichem Schluss: das Chromsilber giebt die schönsten Endverzweigungen auch in weitester Ausdehnung, während das Methylenblau nur spärliche Zweige zeichnet, die schwer zu verfolgen sind, besonders in Bezug auf ihren Endpunkt.

Die Bedenken, die ich gegen die drei Arten von nervösen Spongioblasten, wie sie Dogiel beschreibt, hege, sind um so mehr gerechtfertigt, da ich trotz sehr zahlreicher Präparate von der Retina der Säugethiere, die ich während eines Jahres fortgesetzter Arbeit angefertigt habe, niemals einen Achsencylinder an diesen Elementen gefärbt gesehen habe, während der Zellkörper und die Protoplasmaausbreitungen sich mit beiden Untersuchungsmethoden sehr gut in ihrem Umfang und ihren Grenzen färben. Die nervösen Spongioblasten von Mitralis-Form (Spongioblasten des ersten Drittels der plexiformen Schicht nach Dogiel) fehlen sogar gänzlich in meinen Schnitten; ich fange demnach an, an ihrem Vorkommen bei den Säugethieren zu zweifeln. Wenn ich sie selbst in einer früheren Arbeit erwähnt habe, so geschah dies zu einer Zeit, in der ich noch nicht hinreichend die amakrinen Zellen der fünften Unterschicht studirt hatte. (Taf. V, Fig. 7, *C* und Taf. VII, Fig. 8, *d*). Es sind diese Zellen auf unvollständig gefärbten Präparaten sehr ähnlich den mit einem wahren Nervenfortsatz versehenen Zellen, welche man in der Retina der Vögel, der Reptilien und der Frösche findet.

Wenn man annimmt, dass die nervösen Spongioblasten bei den Säugethieren fehlen, so könnte man vermuthen, dass sie ihren natürlichen Sitz verlassen haben, um sich nach der Schicht der Ganglienzellen zu begeben, wo sie vielleicht durch bestimmte riesige oder euterförmige Ganglienkörper dargestellt würden, die sich in der ersten Unterschicht verzweigen. Ein Befund käme

dieser Ansicht zu gute, nämlich der, dass diese letzteren Zellen bei den Säugethieren ganz besonders zahlreich vorhanden sind, während sie bei Reptilien und Vögeln, wo nervöse Spongioblasten vorkommen, viel seltener sind. Es ist ja schliesslich der Befund, dass Zellen ihren Sitz wechseln, keine allein dastehende Thatsache. Ich erinnere zum Beispiel an die „versprengten" Bipolaren (C. bip. déplacées) der Reptilien und Frösche, die sich weder bei Vögeln noch bei Knochenfischen finden.

In physiologischer Beziehung ist ein Wechsel im Sitz der retinalen Zellen ohne Bedeutung, vorausgesetzt, dass die Lage der Protoplasmaverzweigungen und die Richtung der funktionirenden Fortsätze konstant bleiben, wie dies in den erwähnten Beispielen der Fall ist. So behalten auch bei den versprengten Bipolaren die beiden Verbindungsorgane (die Fortsätze, welche für die äussere plexiforme Schicht bestimmt sind, und der untere Büschel) ihre normale Lage und bei den versprengten Ganglienzellen (nervösen Spongioblasten) ist ebenfalls in den Beziehungen, die der Protoplasmabüschel eingeht, kein Wechsel eingetreten; der letztere breitet sich immer, wo auch der Sitz des Zellkörpers sein mag, in der ersten Unterschicht der inneren plexiformen Schicht aus.

Bei der Deutung der Natur nervöser Zellen sollte man immer auf die Charaktere, die sich aus der Lage und den Beziehungen der protoplasmatischen und nervösen Fortsätze ergeben, das grösste Gewicht legen, mehr als auf die Lage des Zellkörpers selbst; es ist dies eine wichtige Regel, eine Art von Kriterium, das sich mit Vortheil auch bei anderen Theilen des Nervensystems anwenden liesse.

Spezielle Beschreibung der amakrinen Zellen. Man findet bei den Säugethieren fast alle Eigenschaften der amakrinen Zellen anderer Wirbelthiere wieder vor: Form, Anzahl, Lage der Endverzweigungen etc. Nur erreichen die Fibrillen der strahlenförmigen Büschel und die der gewundenen Verzweigungen bei den Säugethieren nicht die ausserordentliche Länge wie bei den Fröschen, Reptilien und Vögeln. Von Schichten der inneren plexiformen Schicht, in denen sich die Verzweigungen ausbreiten, sind ebenfalls fünf vorhanden, die oft genannten fünf „Unterschichten"; doch sind sie schwerer abzugrenzen, als bei den andern Wirbelthieren wegen der relativ beträchtlichen Dicke und der geringen Neigung einiger Verzweigungen der Ganglien- und amakrinen Zellen, sich in einer Ebene auszubreiten. Es trägt ferner noch der Umstand dazu bei, die einzelnen Schichten weniger deutlich zu machen, dass sich auch die unteren Büschel der Bipolaren sehr oft nicht flächenförmig ausbreiten.

A. Diffuse amakrine Zellen. Es kommen deren zwei Varietäten vor: kleine und grosse Zellen.

a) Die kleinen Amakrinen haben einen ovalen oder euterförmigen Körper; von ihm geht ein aufsteigender Stamm hervor, welcher bald eine Ver-

zweigung mit schräg verlaufenden, sehr varikösen Aesten eingeht, die in den beiden unteren Dritteln der inneren plexiformen Schicht enden (Taf. V, Fig. 8, *D*).

b) Die grossen Amakrinen haben einen dreieckigen, halbmond- oder mitralisförmigen Körper. Von ihrer unteren Fläche gehen zwei oder drei schräg absteigende Fortsätze aus, die sich zu wiederholten Malen theilen, sehr varikös werden, und fast zu der ganzen plexiformen Schicht Endästchen liefern. Indessen scheinen die Endästchen, welche mit kleinen Anschwellungen endigen, sich hauptsächlich in der fünften Unterschicht anzuhäufen, gerade oberhalb der Ganglienzellen (Taf. V, Fig. 2, *h*).

B. Schichtenbildende amakrine Zellen.

Der ersten Unterschicht. Sie sind, wie bei den Vögeln, halbmondförmig oder kubisch geformt und von sehr wechselnder Grösse. Von ihrer unteren Fläche gehen einige divergente Zweige aus, welche sich über eine ganz beträchtlich weite Strecke hin in dem äussersten Theil der plexiformen Schicht verbreiten (Taf. V, Fig. 7, *A*).

Neben diesen Zellen findet sich etwas seltener eine Varietät, welche sich durch die ausserordentlich grosse Anzahl und die äusserste Feinheit ihrer divergirenden Fortsätze auszeichnet. Diese letzteren theilen sich nur in unmittelbarer Nähe des Zellkörpers; dann durchlaufen sie eine grosse Strecke in der ersten und zweiten Unterschicht und endigen in diesen Schichten frei (Taf. V, Fig. 8, *A*).

Amakrine Zellen der zweiten Unterschicht. Ich habe drei Typen entdeckt: 1. sehr voluminöse, euterförmige Zellen mit einem dicken Stamm, welcher sich in der Höhe der zweiten Unterschicht in drei oder vier horizontale starke Aeste von beträchtlicher Länge theilt (Taf. V, Fig. 7, *B*); 2. kleine euterförmige Zellen, deren absteigender Stamm eine prachtvolle Ausstrahlung von geraden, zarten, varikösen Fädchen bildet, die Nervenfibrillen ähnlich sind (Fig. 8, *C*). Es sind dies die amakrinen Zellen mit strahlenförmigem Büschel, welche oben bei den niederen Wirbelthieren beschrieben sind; 3. riesige Zellen von halbmondförmiger Gestalt, dadurch charakterisirt, dass sie zwei sich gegenüberstehende Stämme aussenden, die sich in der zweiten Unterschicht verzweigen und verlieren (Taf. VI, Fig. 12, *c*). Diese Zellen färben sich oft auch mit Methylenblau.

Amakrine Zellen der dritten Unterschicht. Es kommen hier dieselben Arten vor, wie bei den Vögeln und Reptilien: 1. Riesige Zellen mit horizontal verlaufenden, dicken und wenig zahlreichen Ausläufern, die von einem vertikalen sehr dicken Stamm ausgehen (Taf. V, Fig. 8, *B*). Ihre Endzweige sind viel kürzer als bei den Reptilien und endigen frei mit einer starken Varikosität. 2. Euterförmige Zellen von kleiner Dimension, deren vertikaler Stamm eine sternförmige Ausstrahlung mit feinen sehr langen Strahlen bildet (Taf. V, Fig. 7, *D*). 3. Zellen von kleiner Figur, ebenfalls euterförmig, deren absteigender

Fortsatz sich in eine gewundene, sehr knotige und wenig ausgedehnte Verzweigung auflöst (Fig. 8, *F*, Fig. 9, *B*, *G*).

Amakrine Zellen der vierten Unterschicht. Man kann drei verschiedene Zelltypen unterscheiden: 1. Ein Typus mit strahlenförmigem, flachem Büschel, der von sehr zarten und langen Fibrillen gebildet wird (Taf. V, Fig. 8, *E*). 2. Ein ebenfalls euterförmiger Typus, deren Endverzweigung kurz, varikös und sehr zusammengedrängt ist (Taf. V, Fig. 7, *G*). 3. Ein riesiger Typus, ähnlich dem der dritten Unterschicht, deren Endzweige dick und grob sind und horizontal verlaufen. Manchmal findet man hier, dass die zwei Arme einer Zelle nach entgegengesetzer Richtung ziehen (Taf. VI, Fig. 12).

Amakrine Zellen der fünften Unterschicht. Auch hier erkennt man verschiedene Typen: 1. Ein voluminöser, euterförmiger Typus, deren vertikaler Stamm sich bald in einige dicke Zweige theilt, welche in horizontaler Richtung sich direkt über den Ganglienzellen ausbreiten und eine gewundene, sehr variköse Verästelung bilden (Taf. V, Fig, 7, *E*). 2. Ein Typus von voluminöser, halbmondförmiger oder tetragonaler Gestalt, deren Seiten und obere Fläche feine Zweige aussenden; diese gehen vielfache Verzweigungen ein und reichen bis zu dem unteren Theil der fünften Unterschicht hinab; dort bilden sie einen feinen, dichten und sehr ausgedehnten Plexus. Die Fasern steigen zum Theil direkt nach unten, zum Theil in so schiefer Richtung, dass sie einen grossen Theil der inneren plexiformen Schicht durchqueren. Endlich scheinen einige der Fortsätze, welche aus den Umrissen des Zellkörpers hervorgehen, sich in der ersten Unterschicht zu verzweigen (Taf. V, Fig. 7, *C*), so dass man sie hiernach als zweischichtige Zellen betrachten könnte. Ausserdem besitzen sie die Eigenschaft, sich mit Methylenblau sehr intensiv zu färben; indessen sieht man den ausserordentlichen Reichthum und den Verlauf der sehr feinen Fibrillen vollständig nur auf den mit Chromsilber behandelten Schnitten.

Spezielle Zellen mit aufsteigendem Achsencylinder. Mitten zwischen den amakrinen Zellen habe ich in der Retina des Hundes (Taf. V, Fig. 2, *g*) zwei Elemente beobachtet, die sich wesentlich von denjenigen der inneren Körnerschicht unterscheiden. Sie haben einen dreieckigen oder ovalen Körper; von ihrer unteren Fläche gehen einige absteigende Fortsätze aus, die wie Protoplasmafortsätze aussehen und sich in der oberen Hälfte der inneren plexiformen Schicht verlieren; an ihrer oberen Fläche entspringt ein feiner Fortsatz mit den Eigenschaften eines Achsencylinders, der bald gerade aufsteigt, bald in einem Winkel bis zur äusseren plexiformen Schicht sich nach oben wendet und dort mit einer varikösen, sehr kurzen Verästelung frei endet.

Auf einigen hundert Präparaten habe ich nur zwei Zellen von diesem Charakter beobachtet, und möchte mich deshalb noch nicht über die Natur und Bedeutung derselben näher aussprechen.

Interstitielle amakrine Zellen oder amakrine Zellen der inneren plexiformen Schicht. Aus den Arbeiten von Dogiel kennt man „versprengte Ganglienzellen" und „versprengte bipolare Zellen", d. h. Zellen, die an einem anderen Ort gefunden werden, wie an dem, welchen die Mehrzahl der Zellen von gleicher Natur einnimmt. In der Retina der Säugethiere finden sich auch versprengte amakrine Zellen, die hier und dort in den verschiedenen Unterschichten der inneren plexiformen Schicht zerstreut sind (Taf. V, Fig. 4, *i*, *j*, *m*). Wenn jedoch auch der Zellkörper seinen Platz geändert hat, so verzweigen sich die Fortsätze dieser Zellen doch in einem horizontalen Plexus ganz nach dem Gesetz, welches für die Anordnung der amakrinen Zellen gilt

Das Vorkommen von solchen Zellen in der inneren plexiformen Schicht ist von verschiedenen Autoren schon erwähnt worden, so namentlich von Nagel[1]) und H. Müller[2]). Neuerdings hat Borysiekiewicz[3]) sie bei den Fleischfressern gefunden. Er beschreibt sie als Nervenzellen mit Protoplasmaausläufern, die man in zwei Arten eintheilen kann: grosse und kleine.

Die Zellen dieser Art, welche ich in der Retina des Ochsen gefunden habe, sind spindelförmig oder dreieckig und ihre allgemeine Richtung ist der Oberfläche der Retina ungefähr parallel. Ihre Ausbreitungen sehen wie die der schichtenbildenden Amakrinen aus, verzweigen sich zu wiederholten Malen und breiten sich über eine grosse Strecke hin aus. Oft wechseln die Nebenästchen nach mehrmaligen Theilungen den Plexus oder die Lage der Schicht derart, dass eine jede Zelle Endzweige für zwei oder drei Plexus der Retina liefern kann. Die letzten Aestchen sind sehr zart und endigen frei.

Der Sitz der versprengten Amakrinen ist sehr verschieden. Indessen finden sich die meisten dieser Zellen, welche ich in meinen Präparaten gesehen habe, in der zweiten Unterschicht, zu welcher sie fast alle ihre Ausläufer entsenden. Manchmal findet man sie aber auch in der dritten und selbst in der vierten Unterschicht (Taf. V, Fig. 4, *j*, *m*).

Ausser den horizontalen Amakrinen findet man manchmal auch anders gestaltete: dreieckige oder unregelmässige, deren Fortsätze sich in sehr verschiedener Richtung verbreiten. Zum Beispiel sendet die auf Taf. VI, Fig. 12, *K* abgebildete Zelle zwei Arten von Fortsätzen aus: aufsteigende Fortsätze, die sich zu Verzweigungen in der zweiten und ersten Unterschicht anschicken, und zahlreichere absteigende Fortsätze, welche sich nach und nach theilen und einen varikösen und sehr komplizirten Plexus in der fünften Unterschicht bilden. Wir haben also hier eine zu zwei Schichten gehörige Zelle vor uns.

Vielleicht würden neue Färbungen uns noch andere Zellen dieser Art enthüllen, die in anderen Unterschichten vorkommen. Man könnte auch wohl

---

1) Nagel: Graefe's Archiv. Bd. VI. p. 218.

2) H. Müller: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. VIII. 1857.

3) Borysiekiewicz: Loc. cit.

wie bei den Reptilien versprengte Ganglienzellen finden. Es bedarf dieser Punkt eben noch neuer Untersuchungen.

Ganglienzellenschicht.

A. Einschichtig verzweigte Ganglienzellen (C. monoestratificadas).

Der ersten Unterschicht. Man findet unter ihnen drei Hauptarten: 1. Der Riesentypus. Es sind multipolare oder bipolare Zellen, von ovaler oder halbmondförmiger Gestalt, deren obere Fläche sehr starke, aufsteigende Arme aussendet, die in der ersten Unterschicht oder in dem Zwischenraum zwischen den beiden ersteren Unterschichten eine prächtige, in der Fläche ausgebreitete Endverästelung mit zahlreichen, vielfach getheilten und gewundenen Zweigen bildet (Taf. V, Fig. 9, *a*). 2. Der kleine Typus. Man findet sie als ovale Zellen mit einem langen aufsteigenden Fortsatz, der in der Höhe der ersten Unterschicht sich in eine zarte, wellige, horizontale Verzweigung auflöst. Manchmal beobachtet man anstatt eines aufsteigenden Stammes zwei oder auch mehr Fortsätze, die sich nach mehrmaligen Verzweigungen in der ersten Unterschicht verlieren (Taf. V, Fig. 7, *c*). 3. Der mittlere Typus. Ich habe diese Form besonders beim Hund angetroffen (Taf. V, Fig. 9, *f* und Fig. 8, *f*). Es sind spindelförmige Zellen mit aufsteigendem dickem Stamm, der in der ersten und einem grossen Theil der zweiten Unterschicht eine sehr verwickelte, variköse und wenig ausgedehnte Verästelung bildet. Manchmal bemerkt man auch noch andere Zelltypen, die zu demselben Orte hinziehen; sie zeichnen sich durch eine sehr lockere, lose Endverästelung aus (Taf. V, Fig. 9, *h*).

Ganglienzellen der zweiten Unterschicht. Wir haben soeben gesehen, dass einige Zellen der ersten Unterschicht ihre Zweige bis zur zweiten Unterschicht ausdehnen; doch enthält diese letztere auch besondere Verzweigungen, welche von Zellen herrühren, die man in zwei Varietäten eintheilen kann:

a) Kleine Varietät. Es sind dies spindelförmige Zellen mit zartem, aufsteigendem Ast, welcher in der zweiten Unterschicht eine zarte Verzweigung mit langen und zarten Fädchen bildet (Taf. V, Fig 8, *a* und Taf. VI, Fig, 12, *e*). Manchmal besteht die Endverzweigung nur aus zwei horizontalen Zweigen, welche nach entgegengesetzten Richtungen ziehen.

b) Riesige Varietät. Sie stellen halbmondförmige oder ovale Zellen dar, oftmals mit zahlreichen und sehr dicken absteigenden Armen. Die Endästchen dieser Arme sammeln sich nach vielfachen Theilungen in der Höhe der zweiten Unterschicht an, um dort einen lockeren aber sehr ausgedehnten Plexus zu bilden. Die sehr zahlreichen, gewundenen Endästchen endigen frei (Taf. V, Fig. 9, *c*, *e*). Der recht starke Achsencylinder geht oft aus einem Protoplasmazweig hervor. In einigen Fällen sind die Riesenverzweigungen dieser Ganglienzellen nicht auf die zweite Unterschicht allein beschränkt, sondern

betheiligen sich auch durch Nebenzweige an der Bildung der Plexus der zweiten und dritten Unterschicht.

Ganglienzellen der dritten Unterschicht.

1. Riesiger Typus. Diese Zellen sind euterförmig und besitzen ein recht beträchtliches Volumen, ihr aufsteigender dicker Stamm bildet in der Höhe der dritten Unterschicht eine spärliche Verästelung mit sehr dicken sich in der Fläche ausbreitenden Zweigen (Taf. V, Fig. 7, *e*).

2. Kleiner Typus. Bei dem Hund habe ich eine kleine multipolare Zelle gefunden, deren aufsteigende Fortsätze sich in der Höhe der dritten Unterschicht und einem Theil der vierten in eine kurze, äusserst variköse und sehr dichte Verzweigung auflöst (Fig. 8 *g*). Der Achsencylinder, der von einem Protoplasmazweig entsprang, stieg nach unten ab, um eine Faser der Optikusfaserschicht zu werden.

Ganglienzellen der vierten Unterschicht.

1. Kleiner Typus. Er entspricht den recht merkwürdigen kleinen Zellen, welche wir bei den niederen Wirbelthieren, besonders bei den Vögeln und den Reptilien gefunden haben. Indessen pflegt bei den Säugethieren die horizontale Verzweigung weniger reich und weniger dicht zu sein. Bei den Ochsen habe ich zwei etwas von einander verschiedene Varietäten vorgefunden: euterförmige Zellen mit sehr feinem, varikösem Büschel (Fig. 7, *a*) und ebenfalls euterförmige Zellen mit ausgedehnterem und lockererem Büschel (Taf. V, Fig. 8, *e*).

2. Mittelgrosser Typus. Besonders beim Hund trifft man euterförmige oder multipolare, relativ grosse Zellen an, deren Endverzweigung ausserordentlich reich und dicht ist. Sie erstreckt sich über die ganze vierte Unterschicht und einen grossen Theil der fünften (Taf. V, Fig. 9, *g*, *d*). Vielleicht stellt diese Varietät nur eine Modifikation des kleinen Typus dar.

3. Typus mit sehr ausgedehnter Verzweigung. Ich habe bei dem Ochsen (Taf. V, Fig. 7, *d*) eine sehr grosse, multipolare Zelle mit vier oder fünf aufsteigenden Zweigen gesehen, welche in der Höhe der vierten Unterschicht je einen Büschel mit sehr langen, in horizontaler Richtung ziehenden Fasern bilden.

Ganglienzellen der fünften Unterschicht. Sie färben sich sehr selten. Ich habe zwei Arten unter ihnen unterscheiden können, doch würden bei weiteren Färbeversuchen sich wohl noch andere auffinden lassen, denn die Schicht ist sehr stark und sehr reich an Protoplasmazweigen.

Grosser Typus mit relativ dicken Zweigen (Fig. 8, *d*). Es sind halbmond- oder mitralisförmige Zellen, von deren oberen Konturen vier bis sechs horizontale, sich verzweigende Fortsätze ausgehen, welche eine grosse Strecke in der fünften Unterschicht durchlaufen.

Kleiner Typus von im Allgemeinen halbmondförmiger oder kubischer Gestalt. Die Zellen unterscheiden sich von den vorhergehenden dadurch, dass

von ihrer oberen Fläche eine ausserordentlich grosse Anzahl von feinen Fädchen ausgehen, die kaum verzweigt und enorm lang sind. Diese Fibrillen, deren Aussehen vollständig an Nervenfasern erinnert, füllen die ganze fünfte und einen grossen Theil der vierten und dritten Unterschicht aus (Taf. V, Fig. 9, *b*).

B. Zwei- und mehrschichtig sich verästelnde Ganglienzellen. Ebenso wie bei den Vögeln und den Reptilien findet man bei den Säugethieren mehrere Arten dieser interessanten Zellen. Am häufigsten traf ich folgende Arten an:

1. Zellen, welche sich in der zweiten und dritten Unterschicht verzweigen. Man kann in dieser Gruppe zwei Typen unterscheiden: den riesigen Typus und den kleinen Typus.

Der riesige Typus ist sehr reichlich vorhanden: Er entspricht genau der Varietät für zwei oder drei Unterschichten, welche ich bei den Vögeln und Reptilien beschrieben habe (siehe Taf. III, Fig. 6, *c* und Taf. V, Fig. 1, *G*). Der Zellkörper ist halbmond- oder mitralisförmig. Von der oberen Fläche der Zellen gehen zwei, drei, oder auch mehr starke Fortsätze aus, welche rasch ihre Richtung ändern, um sich in der vierten Unterschicht zu einem Plexus mit dicken Fasern auszubreiten. Von den dicken Armen dieses horizontalen Plexus gehen wider eine grosse Anzahl im rechten Winkel nach oben steigende Fäserchen aus, die mit ihren Endverzweigungen in der zweiten Unterschicht einen zweiten Plexus mit varikösen, dicht zusammengedrängten Fasern bilden (Taf. V, Fig. 7, *f*).

Bei den Reptilien und Vögeln geht aus diesen Ganglienzellen ein drittes System von Verzweigungen hervor, die sich in der dritten Unterschicht ausbreiten (Taf. III, Fig. 6, *c*); bei den Säugethieren fehlt der mittlere Plexus.

Der kleine Typus ist dem eben geschilderten sehr ähnlich nur sind die Zweige, welche die beiden horizontalen Plexus bilden, viel zarter und viel reichlicher vorhanden (Taf. V, Fig. 8, *i*).

2. Ganglienzellen, welche sich in drei Unterschichten verzweigen. Ich habe nur eine Zelle dieser Art gefunden (Taf. V, Fig. 7 *b*). Sie ist euterförmig und von kleiner Gestalt mit einem aufsteigenden Stamm, der sich bald in feine Aestchen zertheilt; diese ordnen sich in drei übereinander liegende Plexus an, der erste in der fünften, der zweite in der dritten und der oberste in der zweiten Unterschicht gelegen.

C. Diffuse Ganglienzellen. Man findet konstant in der Retina der Säugethiere Ganglienkörper, deren Protoplasmaverzweigungen sich in der ganzen inneren plexiformen Schicht vertheilen, ohne einen horizontalen Plexus zu bilden (Taf. V, Fig 9 *i*).

Wie aus obiger Beschreibung der Ganglienzellen zu ersehen ist, sind sie

ihrer Form und ihrer Verbindungen nach sehr vielseitig, doch kann man sich in einem Resumé über sie ganz kurz fassen:

Jede Unterschicht der inneren plexiformen Schicht empfängt die Endverzweigung einer Art von Ganglienzellen, und mit dieser treten die unteren Büschel der bipolaren Zellen in Kontakt.

Man muss wohl annehmen, dass selbst die schmalsten und am meisten individualisirten Ueberleitungsbahnen von Lichteindrücken durch die Retina aus jedesmal einer ganzen Gruppe von bipolaren Zellen, welche **einer** Ganglienzelle ihre Eindrücke übertragen, bestehen. Die Endverzweigung der Ganglienzellen ist im Verhältniss zu dem unteren Büschel der bipolaren Zellen, sehr ausgebreitet; es ist also wahrscheinlich, dass eine Ganglienzellenverzweigung mit einer mehr oder weniger grossen Gruppe von bipolaren Zellen in Kontakt tritt und von diesen den Lichtimpuls übertragen erhält. Die breitesten Ueberleitungswege, durch die wahrscheinlich die Thätigkeit von einer grossen Anzahl von Bipolaren übertragen wird, werden durch die diffusen oder vielschichtigen Ganglienzellen gebildet.

Die Vielgestaltigkeit der Plexus oder der dem Kontakt dienenden Oberflächen derselben in der inneren plexiformen Schicht, richtet sich nach der Anzahl und der Dünnheit der Bipolaren. Es schien mir, als ob die Anzahl der Plexus sich in der Peripherie dieser Schicht, wo die Schicht der Bipolaren beträchtlich dünner wird, auf drei reduzirte.

Schliesslich scheint die Mehrzahl der Kontaktflächen oder der horizontalen Plexus in der inneren plexiformen Schicht den Zweck zu haben, dass auf einem kleinen Raum in der Retina eine grosse Anzahl ziemlich getrennte Ueberleitungswege ermöglicht werden. Denn es ist leicht verständlich, dass, wenn in der inneren plexiformen Schicht nur **eine** Schicht für den Kontakt vorhanden wäre, welche alle die gewaltigen, ausgedehnten Verzweigungen von zwei Faktoren des nervösen Leitungsapparates (die Büschel der Bipolaren und die flachen Verzweigungen der Ganglienzellen) aufnehmen müsste, die von den Sehzellen ziemlich isolirt hergeleiteten Impulse sich in dieser Schicht zu einer Gesammtbewegung vermengen würden und so ein grosser Theil von der Schärfe einer Wahrnehmung verloren ginge.

Die Form des Achsencylinderfortsatzes der Ganglienzellen bei den Säugethieren ist seit langem bekannt. Corti[1]) hat zuerst den Zusammenhang dieses Fortsatzes mit einer Sehnervenfaser nachgewiesen. Jedoch waren die alten Schnitt- und Zerzupfungsmethoden nicht im Stande die Anordnung der feinen Protoplasmaverzweigungen klarzulegen. Indessen hat Ranvier[2]) bei den Fröschen schon die Neigung der Aestelungen sich in horizontale Plexus zu ordnen, beschrieben. Bei Gelegenheit einer Besprechung der Wirkung, welche der Ein-

1) Corti: Müller's Archiv 1850 u. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. V. 1854.

2) Ranvier: Traité technique d'histologie. p. 978.

Drittel-Alkohol und die Osmiumsäure auf einen cerebralen Plexus der Retina (innere plexiforme Schicht) hat, sagt Ranvier: „Die granulirte Substanz bläht sich auf, wird homogener, weniger lichtbrechend und die Nervenfasern, welche in der Schicht sich befinden, werden deshalb auf Querschnitten durch die Retina leichter gesehen. Auch kann man auf diese Weise den centralen Fortsatz der bipolaren Zellen, den verzweigten Fortsatz der unipolaren Zellen (Spongioblasten), sowie die peripheren Fortsätze der multipolaren Zellen weiter als in anderen Präparaten verfolgen, und man erkennt, dass alle diese Fortsätze zusammenlaufen um einen Plexus, oder vielmehr eine Reihe von mit ihrer Oberfläche parallel zu einander verlaufenden Plexus zu bilden, die durch etwas schräg von oben nach unten verlaufende Fibrillen verbunden sind.

Eine genauere, in's Detail gehende Beschreibung einer solcher Anordnung bei den niederen Wirbelthieren verdanken wir Dogiel[1]), der sich der Ehrlich'schen Methode bedient hat. Es scheint ferner, dass es E. Baquis[2]) gelungen ist, etwas Aehnliches zu beobachten, wie aus der seiner Arbeit beigegebenen Figur zu ersehen ist, doch giebt er in seinem Text keine Beschreibung davon.

Die Neigung der Ganglienzellen, bei den Säugethieren sich in Schichten anzuordnen, ist neuerdings von Dogiel[3]) und von mir[4]) unabhängig von einander beschrieben worden. Nach Dogiel kann man die Ganglienzellen in der Retina des Menschen in folgende drei Klassen eintheilen: 1. Zellen, welche ihre Protoplasmaverzweigung in dem unteren Theil der plexiformen Schicht (fünften Unterschicht) ausbreiten; 2. Zellen, die ihre Verzweigungen ungefähr zu der mittleren Partie dieser Schicht entsenden (wahrscheinlich meiner fünften Unterschicht); 3. Zellen, deren Zweige fast bis an den äusseren Rand der erwähnten Schicht (meiner zweiten Unterschicht) reichen.

Bei Betrachtung der Zeichnungen Dogiel's erkennt man, dass es ihm nur geglückt ist einige Ganglienzellen zu färben, denn er erwähnt die einschichtigen Zellen der ersten und vierten Unterschicht, so wie die vielschichtigen Zellen gar nicht. In der Höhe der Verzweigungsebenen hat Dogiel Anastomosen zwischen den Fasern, welche von den Zellen desselben Typus herrühren, beschrieben. Ausserdem wurde ein solches Vorkommen schon bei den Riesenzellen in der Retina des Kalbes die nach dem Cox'schen Verfahren gefärbt waren, von W. Krause[5]) vermuthet. Dagegen ist es mir nie möglich ge-

[1]) Dogiel: Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugethiere; Anat. Anzeiger, 1888. Bd. III.

[2]) Baquis: Loc. cit.

[3]) Dogiel: Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat.; Bd. XXXVIII. 1891.

[4]) Cajal: Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamiferos, 1891.

[5]) W. Krause: Die Retina. (Vorläufige Mittheilung). Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. VIII. Heft 9 u. 10. 1891.

wesen, in irgend einem Theil der Retina Netze zu konstatiren, obgleich ich die Protoplasmaverzweigungen der Ganglienzellen auf Horizontalschnitten sehr schön und sehr vollständig gefärbt beobachtet habe. Die Fasern verschnüren sich wohl und setzen sich unter einander in Kontakt, aber selbst mit starken Vergrösserungen macht man stets die Beobachtung, dass sie unabhängig von einander bleiben und endigen.

Existiren Beziehungen zwischen den riesigen Ganglienzellen und den riesigen Spongioblasten? W. Krause hat festgestellt, dass bei der Katze und bei fast allen Klassen der Wirbelthiere mit Ausnahme der Fische einer jeden riesigen Ganglienzelle nach oben zu in der inneren Körnerschicht eine Spongioblaste von grossem Volumen entspricht. Es scheint mir dies sehr wahrscheinlich zu sein, doch ist es leider weder mit der Golgi'schen noch mit der Ehrlich'schen Methode möglich, den Nachweis hierfür zu bringen; denn wenn die Ganglienzellen auf einem Schnitt gefärbt sind, so sind die Spongioblasten nicht gefärbt und umgekehrt.

Sehnervenfaserschicht.

Fasern, welche sich mit Ganglienzellen verbinden. Die Fasern der Sehnervenschicht ordnen sich bekanntlich in divergirende Bündel an, die, je mehr sie nach der ora serrata hin vorrücken, um so dünner werden. Die Mehrzahl der Nervenfasern haben eine geringe oder mittlere Dicke; doch kommen auch solche vor, die sehr stark sind; diese liegen zu drei oder vier zu einem Bündel vereinigt und verbinden sich mit den riesigen Ganglienzellen.

Alle Optikusfasern haben in bestimmten Zwischenräumen ovale oder rundliche Knötchen (Varicositäten), wie Tartuferi nachgewiesen hat.

Man kann den Zusammenhang einer beträchtlichen Anzahl von Optikusfasern mit den Achsenzylindern der Ganglienzellen sowohl nach Färbungen mit Methylenblau, als mit Chromsilber (auf Schnitten die nach dem Verfahren der Aufrollung hergestellt sind) leicht erkennen.

Centrifugale Fasern. Sie sind bei den Säugethieren äusserst schwer zu färben. Bei dem Hund, bei dem es mir einigemale geglückt ist sie zu färben, sind sie sehr fein und steigen in vertikaler Richtung quer durch die innere plexiforme Schicht hinauf bis zur Schicht der amakrinen Zellen, wo sie mit einer freien varikösen Verzweigung mit feinen aufsteigenden Aestchen endigen, die in Kontakt mit dem Körper und dem absteigenden Stamm der Spongioblasten treten (Taf. V, Fig. 2 *j*.).

Neben den centrifugalen Fasern habe ich noch andere Nervenfasern beobachtet, die ebenfalls sehr fein sind, von der Optikusschicht herrühren und quer durch die plexiforme Schicht aufsteigen, um in wechselnder Höhe in dieser Schicht einen horizontalen Verlauf anzunehmen. Es ist mir nicht gelungen,

ihr Ende zu finden; ebenso bin ich über ihre Bestimmung im Unklaren (Taf. V, Fig. 2 *m*). Diese Fasern färben sich mit Methylenblau nicht, man kann sie sich nur zuweilen durch das Verfahren der doppelten Imprägnation zu Gesicht bringen.

Neuroglia.

Unter den Elementen des Stützgewebes der Retina unterscheidet man zwei Arten: Die Müller'schen Fasern oder die epithelialen Zellen und die Spinnenzellen (cellules en araignée) oder die eigentlichen Neuroglia-Zellen.

Die Müller'schen Fasern. Sie sind den Autoren gut bekannt, da sie sich sowohl mit ein Drittel Alkohol als mit der Schiefferdecker'schen Mischung sehr schön darstellen lassen. Mit Chromsilber färben sie sich sehr oft, ja sogar zu oft; denn manchmal werden durch sie andere Elemente der Retina verdeckt. Indessen lässt sich in dem Verhalten der Nervenzellen und der Müller'schen Fasern diesem Reagens gegenüber ein gewisser Unterschied konstatiren. Wenn die letzteren nämlich gut gefärbt sind, so haben sich die Nervenzellen und Nervenfasern meist gar nicht oder doch sehr unvollständig gefärbt.

Die epithelialen Zellen verhalten sich fast ebenso wie bei den Fröschen und den Knochenfischen. Ich füge nur noch folgendes hinzu: 1. Die lamellösen Ausbreitungen der Müller'schen Fasern im Niveau der Körner der Sehzellen umgeben die einzelnen Sehzellen vollständig und machen so eine Ueberleitung des empfangenen Lichtimpulses in transversaler Richtung unmöglich.

2. Im Niveau der äusseren plexiformen Schicht fehlen die seitlichen Ausbreitungen oder sie sind ganz unbedeutend; hierdurch wird eine Verbindung per contiguitatem der in dieser Schicht sich ausbreitenden Fasern in jeder Richtung leicht stattfinden können.

3. Im Niveau der inneren Körner sind die protoplasmatischen Lamellen der epithelialen Zellen ziemlich kurz und isoliren also die bipolaren und amakrinen Zellen nur unvollständig.

4. Die kollateralen (seitlichen) Ausbreitungen, welche in der inneren plexiformen Schicht ausgesendet werden, sind sehr fein, granulös und wie gewellt; sie endigen frei und lassen zwischen sich horizontale Spalten, welche dazu bestimmt sind, die parallelen von den Verästelungen der Ganglienzellen und amakrinen Zellen gebildeten Plexus aufzunehmen.

5. Die Ausbreitungen in der Ganglienzellenschicht sind kurz, dick und sehen manchmal nur wie unregelmässige Verdickungen an dieser Stelle aus.

Wie bei den anderen Klassen der Wirbelthiere ist der Fuss der epithelialen Zellen bifurkirt, um dazwischen ein Nervenbündel durchzulassen. Wenn man sich der Papille nähert, wo die Optikusfaserschicht am entwickelsten ist, findet man die Endfüsse sehr oft in zwei oder drei Aeste getheilt. Neben den

gewöhnlichen Ausbreitungen findet man nicht selten andere, welche von dem um den Kern liegenden Protoplasma ausgehen und sich in die innere plexiforme Schicht einsenken, wo sie frei endigen (Taf. VI, Fig. 5 *a*).

Spinnenzellen. Wenn man einen mit Karmin oder Hämatoxylin gefärbten Schnitt durch die Retina betrachet, so findet man hier und dort in der Optikusfaserschicht ovale oder rundliche, mit granulirtem Protoplasma umgebene Kerne vor. Die Aehnlichkeit dieser Zellen mit denjenigen, welche zwischen den Bündeln des Sehnerven liegen, macht die von Schwalbe[1]), Golgi und Manfredi[2]), Borysiekiwicz[3]) u. a. schon ausgesprochene Ansicht wahrscheinlich, dass wir es hier mit eigentlichen Neurogliazellen zu thun haben.

Die Färbung mit Chromsilber bestätigt diese Annahme und ermöglicht es, einige neue Details aufzufinden, die bisher durch die alten Methoden nicht klargelegt worden waren.

Nach der Stelle ihres Vorkommens kann man die Neurogliazellen in Zellen der Ganglienzellenschicht und in Zellen der Optikusfaserschicht eintheilen.

Die ersteren besitzen einen dreieckigen, rundlichen oder halbmondförmigen Körper (Taf. VI, Fig. 12, *i*). Von ihrer oberen Fläche geht oft eine Faser oder ein Bündel von sehr feinen vertikalen Fädchen aus, die sich in dem unteren Drittel der plexiformen Schicht verlieren; von der unteren Fläche der Zellen entspringen zwei oder drei Bündel zarter Fibrillen, von denen die meisten die Richtung der Optikusfasern einschlagen und zwischen diesen endigen.

Die Neurogliazellen der Optikusfasern (Taf. 6, Fig. 12, *f*, *h*, *j*) bieten eine grosse Mannigfaltigkeit der Formen dar. Im Allgemeinen sind diejenigen, welche in der Nachbarschaft der Membrana limitans interna liegen, von dreieckiger Form und haben das Charakteristische an sich, dass ihre meisten Ausläufer von einem nach aussen hin liegenden Protoplasmastamm ausgehen; die andern Ausläufer, welche zwischen den Bündeln der Nervenfasern liegen, sind sternförmig und schicken Fortsätze nach allen Richtungen hin, ganz besonders viele aber in der Richtung der erwähnten Bündel (Taf. VI, Fig. 12, *j*).

Die Fasern der Neurogliazellen sind sehr lang, dünn und granulirt, sie erscheinen nach Anwendung der Golgi'schen Methode hell-kaffeebraun gefärbt; nahe an ihrer Ursprungsstelle liegen sie gewöhnlich in dichte Bündel angeordnet zusammen. Manchmal ziehen einige Fortsätze, welche von der nach aussen liegenden Seite der Zellen ausgehen, bis in die plexiforme Schicht hinein und verzweigen sich hier zu wiederholten Malen (Taf. VI, Fig. 12, *h*).

Man sieht nicht selten, dass das Protoplasma der Zellen sich zu Lamellen

---

1) Schwalbe: Handbuch von Graefe und Saemisch; p. 301.

2) Golgi u. Manfredi: Anotatione histologiche sulla retina del cavallo; Accad. di med. di Torino, 9 Agosto 1872.

3) Borysiekiewicz: Loc. cit. p. 12.

mit konkaven Konturen unterhalb der Bündel der Fibrillen aneinander reiht, eine Anordnung, die, wie es scheint schon von Golgi und Manfredi mit den alten Methoden beobachtet worden ist.

Der mit Chromsilber imprägnirte Sehnerv zeigt ebenfalls wahre Neurogliazellen, wie schon Leber[1]), Schwalbe[2]) und Petrone[3]) mit Hülfe von verschiedenen Methoden nachgewiesen haben. Die Zellen sind besonders durch ihr beträchtliches Volumen und die grosse Länge ihrer Ausläufer bemerkenswerth. Man kann unter denselben zwei Typen unterscheiden: 1. Zellen, welche mitten in dem Sehnerv liegen und 2. Zellen, welche in dem Niveau der Papille liegen.

Die ersteren sind sternförmig und besitzen sehr starke, mehrmals sich verzweigende Fortsätze. Ihre Fibrillen sind lang und legen sich zu transversal laufenden Bündeln zusammen, welche die Optikusfaserbündel vollständig trennen und um diese ein ausserordentlich reiches und komplizirtes Gitterwerk bilden.

Die letzteren sind klein, unregelmässig und mit feinen, sehr eng zusammenliegenden Fortsätzen, welche meistens nach vorne ziehen, versehen. Die Zellen, welche die Oberfläche der Papille berühren, gleichen ganz den vorderen Zellen der Optikusfaserschicht.

Wie schon oben bemerkt worden ist, finden sich die Spinnenzellen in dem Sehnerv aller Wirbelthiere, und zwar werden die Ausläufer dieser Zellen, je mehr man in der Stufenleiter der Wirbelthiere hinabsteigt, um so dichter und lamellöser.

---

1) Leber: Arch. f. Ophthalm., Bd. XIV. Ab. 2, p. 169.

2) Schwalbe: Handbuch der gesammten Augenheilk. v. Graefe u. Saemisch. Bd. I. 1874.

3) Petrone: Sur la structure des nerfs cérébro-rachidiens; Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. V. Heft I. 1888.

DIE FOVEA CENTRALIS.

DIE ENTWICKELUNG DER RETINALEN ZELLEN.

ALLGEMEINE SCHLÜSSE.



Meine Untersuchungen über die Struktur der Fovea centralis sind noch nicht beendigt, doch möchte ich kurz schon einige Resultate hier mittheilen, die ich bei den Sperlingsarten (Spatz, Grünfink, Buchfink etc.) und den Reptilien (Chamäleon) gefunden habe. Es sind diese Thiere nach meiner Ansicht besonders geeignet, um die interessanten Probleme, welche in diesem Gebiet noch ausstehen, zu lösen.

Die Fovea centralis bei den Sperlingsarten[1]).

Sehzellenschicht. In der Gegend der Fovea centralis und um sie herum findet man bloss Zapfen; dieselben sind länger und feiner als in anderen Gegenden der Retina (Taf. VI, Fig. 16, *a*). An der Stelle, wo das Aussenglied das Innenglied berührt, findet sich oft eine rundliche Anschwellung, welche einer hier liegenden „gefärbten Kugel" entspricht.

Schicht der Körner der Sehzellen. Die Schicht ist von beträchtlicher Dicke und setzt sich aus mehreren Reihen von Körnern der Zapfen zusammen. Die Mehrzahl der Kerne befindet sich in der unteren Hälfte der Schicht; die obere Hälfte wird hauptsächlich von den aufsteigenden Fasern der Zapfenkörner eingenommen. Diese Fasern sind in dem centralen Theil der Fovea gerade (Taf. VI, Fig. 12, *c*), in der Umgebung der Fovea verlaufen sie jedoch sehr schräg und beschreiben oft in der Nähe der Membrana limitans eine Kurve mit der Konkavität nach aussen. Die absteigenden Fasern der Zapfen endigen in der äusseren plexiformen Schicht mit einer konischen oder ellipsoiden, recht bedeutenden Anschwellung ohne Basilarfädchen (Taf. VI, Fig. 16, *f*), oder nur mit ein paar sehr kurzen, quasi rudimentären Fädchen versehen. Diese Endanschwellungen sind in zwei Schichten angeordnet.

---

1) Die Fovea centralis der Vögel ist von H. Müller entdeckt und gut beschrieben worden: Ueber das Vorkommen einer dem gelben Fleck der Retina entsprechenden Stelle bei Thieren; Würzb. naturw. Zeitschr.; Bd. II. 1861 und: Ueber das Vorhandensein zweier Foveae in der Netzhaut vieler Vogelaugen; Zehender's klin. Monatsbl. 1863.

Schicht der bipolaren Zellen. Die Schicht der bipolaren Zellen erreicht hier wegen der ausserordentlichen Anzahl der bipolaren Zellen und der Spongioblasten, welche sie in sich schliesst, eine viel bedeutendere Dicke als an anderen Stellen der Retina.

Die bipolaren Zellen verlaufen in dem centralen Theil der Fovea vertikal, je mehr sie jedoch nach der Peripherie zu liegen, um so schräger werden sie (Taf. VI, Fig. 16, *h*). Es ist diese Thatsache, welche den Autoren, die über die Fovea der verschiedenen Klassen der Wirbelthiere gearbeitet haben (Müller, Schultze, Kuhnt, Krause, Chiewitz etc.) bekannt ist, eines der wichtigsten Merkmale dieser Gegend. Der Befund bleibt derselbe hier über einige Millimeter im Quadrat.

Der Kern der Bipolaren liegt in dem unteren Theil der inneren Körnerschicht oberhalb der Spongioblasten. Ihr aufsteigender Fortsatz gelangt bis zur äusseren plexiformen Schicht, wo er sich in eine flache, kleine, ganz rudimentäre Verzweigung auflöst (Taf. VI, Fig. 16, *g*), deren Kürze nur einen Konnex mit einer Endanschwellung eines Zapfen gestattet. In dem centralen Theil der Fovea ist die Verzweigung oft durch ein Knötchen ersetzt, welches die untere Fläche eines Zapfenfusses berührt; manchmal sendet dieses Knötchen einen kurzen aufsteigenden Faden aus, welcher an dem Fussende des Zapfens entlang läuft. Man findet nie Landolt'sche Keulen, wenigstens gelang es mir nicht, solche zu färben. Der absteigende Fortsatz der Bipolaren durchsetzt, sobald er an der inneren plexiformen Schicht angelangt ist, diese Schicht in vertikaler Richtung und endigt in ihr mit einer varikösen, wenig ausgedehnten Verzweigung, welche unter der vierten Unterschicht liegt. Ich kann nicht sagen, ob die an der dünnsten Partie der Retina gelegenen Bipolaren sich ebenso verhalten, weil es mir bisher noch nicht gelungen ist, hier ihre absteigenden Fortsätze zu färben.

Ich glaube durch meine neuesten Untersuchungen nachgewiesen zu haben, dass die absteigenden Fortsätze der Bipolaren keine kollateralen Zweige aussenden. Wenigstens kann ich behaupten, dass, wenn sie existiren, sie durch Färbungen mit Chromsilber niemals sichtbar geworden sind. Sollte sich diese Thatsache bestätigen, so würde dadurch die Lehre von der individuellen nervösen Weiterleitung (d. h. der Ueberleitung eines Impuls von einem Neuron zu einem anderen tiefer gelegeneren) für die Gegend der Fovea centralis eine neue Stütze bekommen haben.

Die amakrinen Zellen an den Seiten der Fovea, die allein auf meinen Schnitten zu sehen waren, sind sehr reichlich vorhanden und zeichnen sich durch die relative Kleinheit ihrer Verzweigungen, die sie zu der inneren plexiformen Schicht entsenden, aus. In der Umgebung der Fovea bilden diese Verzweigungen eine beträchtliche Anzahl von Plexus, etwa sieben oder weniger.

Ganglienzellenschicht. Es ist mir nicht gelungen, die Ganglienzellen in dem centralen Theil der Fovea zu färben; doch an den Seiten derselben fär-

ben sie sich sehr schön. Das wichtigste Charakteristikum dieser Zellen besteht in der Kleinheit ihrer aufsteigenden Büschel, die sich in den verschiedenen Lagen der plexiformen Schicht ausbreiten. Die Zellen, welche ich bisher beobachten konnte, gehören ohne Ausnahme zu den einschichtig sich verästelnden Zellen (monostratifiées) (Taf. VI, Fig. 16, *j*, *l*).

Bei letzthin vorgenommenen Färbungen konnte ich in der Retina des Grünfinken an den Rändern der Fovea fast alle Arten von Zellen nachweisen, welche sich an anderen Stellen der Retina finden, das heisst: 1. nervöse oder Ganglienzellen, deren ziemlich ausgedehnte protoplasmatische Endverzweigungen sich in der zweiten oder der dritten Unterschicht der inneren plexiformen Schicht ausbreiteten; 2. nervöse Spongioblasten oder Dogiel'sche Zellen; 3. amakrine Zellen, welche zur zweiten, dritten oder fünften Unterschicht hinziehen. Die Endverzweigungen dieser Zellen schienen nur in der nächsten Umgebung des Centrums der Fovea an Ausdehnung etwas abzunehmen. An den Rändern besassen sie die normalen Dimensionen. Es brachte mich dieser Befund auf den Gedanken, ob nicht vielleicht der untere Büschel der Bipolaren nur mit dem Centrum einer flach ausgebreiteten Verzweigung einer Ganglienzelle artikulirte, während der Rest dieser Verzweigung dazu diente, um ausschliesslich den Büschel der amakrinen Zellen aufzunehmen. Auf diese Weise würde sich am besten eine individuelle Ueberleitung eines von einem einzigen Zapfen empfangenen Reizes durch die Retina hindurch erklären lassen. Indessen bedarf dieser Punkt noch weiterer Untersuchung, wozu mir jetzt die Zeit fehlt. Vielleicht würde schon eine vergleichende Zählung der Körner der bipolaren Zellen einer- und der Körner der Ganglienzellen andererseits über eine ziemlich grosse Strecke in der Fovea und um dieselbe herum eine Stütze für diese Hypothese abgeben können, wenn nämlich die Zählung eine ziemlich gleiche Anzahl von beiden Arten von Zellen hier ergeben würde.

Die Fovea centralis bei dem Chamäleon.

Die Fovea centralis des Chamäleons ist schon von H. Müller[1]) untersucht worden. Sie ist sehr regelmässig gebaut und sehr geeignet zum Studium der Anordnung der Zellen in dieser Gegend. Sie wird von einer starken Anschwellung der Retina umgeben, in der man sehr schöne Färbungen von den Sehzellen erhält[2]).

1) H. Müller: Ueber das Auge des Chamäleons. Würzb. naturw. Zeitschr. Bd. III. 1862.

2) Während des Druckes dieser Arbeit erhielt ich eine Brochure von W. Krause: Die Retina der Reptilien (Fortsetzung); Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. X. Heft 2. 1892, in der sich eine ausgezeichnete Studie über die Retina des Chamäleons befindet. Obgleich Krause andere Untersuchungsmethoden angewendet hat wie ich, stimmen doch die Resultate in vielen Punkten mit den meinigen überein. C.

Sehzellenschicht. Die Zapfen, welche allein hier vorkommen, sind von grosser Zartheit und beträchtlicher Länge. In dem centralen Theil der Retina sind die Innenglieder ebenso dick wie die Aussenglieder. Die Pigmentzellen sind sehr entwickelt und umgeben die Zapfen vollständig. Die lamellösen Ausbreitungen, welche von der Membrana limitans ausgehen, erweisen sich ebenfalls sehr lang.

Schicht der Körner der Sehzellen. Diese Schicht ist enorm dick, besonders in der Umgebung der Fovea (Taf. VI, Fig. 15). Man kann sie in zwei Unterschichten eintheilen: 1. Die äussere Unterschicht, in welcher sich fast ausschliesslich die Körner der Zapfen und ihre Kerne befinden, und 2. die innere Unterschicht, welche breiter ist und die absteigenden Fasern der Körner enthält.

Im Niveau der äusseren Unterschicht verlaufen die Fasern der Zapfen fast vertikal oder nur wenig schräg, sobald sie aber die innere Unterschicht erreicht haben, werden sie sehr varikös und schlagen eine ganz schräge Richtung ein, so dass sie in ihrer Gesammtheit fast wie eine Schicht von horizontal verlaufenden Nervenfasern aussehen. Diese Richtung behalten sie in der ganzen Retina bei, sie wird sogar in der am meisten peripher gelegenen Schicht noch ausgeprägter. Die Endanschwellungen der Zapfenfasern sind klein und besitzen keine basilaren Ausläufer (Taf. VI, Fig. 15); sie liegen in zwei Lagen getrennt in der äusseren plexiformen Schicht, wo sie mit zwei anderen Reihen von Büscheln, den bipolaren Zellen, in Kontakt treten.

Bipolare Zellen. Sie sind recht klein, aber sehr zahlreich, besonders an den Seiten der Fovea centralis. An der tiefsten Stelle der Fovea verlaufen sie vertikal und etwas gewunden (Taf. VI, Fig. 15, *c*); während an den Rändern der Fovea und in deren Umgebung ihre Richtung mehr und mehr schräg und strahlenförmig wird. Doch sind sie nicht so schräg gelagert wie die Fasern der Körner der Zapfen.

Der obere Fortsatz der bipolaren Zellen endigt in der äusseren plexiformen Schicht mit einer ausserordentlich kleinen Verzweigung, welche der Basis einer Endanschwellung von einem Zapfen innig anliegt (Taf. VI, Fig. 15, *e*). In einiger Entfernung von der Fovea nehmen diese Verzweigungen progressiv an Ausdehnung zu und umspannen die Endanschwellungen von zwei bis drei Zapfenfasern. Wie oben bemerkt, lagern sich die Büschel der bipolaren Zellen in zwei Schichten, um in Beziehung zu den zwei Reihen der Endanschwellungen der Zapfen zu treten. In schon etwas entfernteren Partien von der Fovea besitzen die Endanschwellungen der Zapfen sehr kurze, strahlenförmige Seitenfortsätze.

Der untere Fortsatz der Bipolaren endet mitten in der inneren plexiformen Schicht, nach dem allgemeinen Modus, mit einer Endverzweigung von sehr geringer Ausdehnung.

Die amakrinen Zellen und die Ganglienzellen sind an den Rändern der Fovea sehr reichlich vorhanden; sie zeichnen sich ebenfalls durch eine sehr kleine Endanschwellung aus. Doch ist diese Reduktion der Protoplasmaverzweigungen der beiden Zellarten nicht so bedeutend als die der Endanschwellungen der Zapfen und der aufsteigenden Büschel der Bipolaren. Wie wir später sehen werden, ist diese Thatsache von Wichtigkeit, denn sie erklärt das auf den ersten Blick etwas eigenthümliche Phänomen von dem schrägen Verlauf der Sehzelleu und der bipolaren Zellen.

Bei den epithelialen Zellen habe ich zwei Thatsachen von einiger Wichtigkeit auffinden können. Erstens, dass die Theilung in absteigende Zweige (Endbüschel) nicht in der Höhe der äusseren Grenze der inneren plexiformen Schicht vor sich geht, sondern in der Höhe der inneren plexiformen Schicht selbst (Taf. VI, Fig. 15). Zweitens, dass der Körper der epithelialen Zelle in der äusseren Hälfte der Schicht der Sehzellenkörner eine Bifurkation eingeht. Der eine der Zweige schlägt einen schrägen oder horizontalen Verlauf ein und zieht in der Richtung der absteigenden Fasern der Zapfen über eine enorm weite Strecke hin, um schliesslich vertikal zu verlaufen und mit einem absteigenden Büschel zu endigen (Fig. 15 *g*). In dem centralen Theil der Fovea, sowie an den Seiten derselben sind die Müller'schen Fasern kürzer und weniger schief, denn sie folgen immer der Richtung der absteigenden Fortsätze der äusseren Körner.

Aus dem Gesagten ergiebt sich also als Resumé: die Fovea centralis der Vögel und der Reptilien ist durch die Dünnheit der Zapfen, die Kleinheit der aufsteigenden Verzweigungen der Bipolaren und durch das Fehlen von basilaren Anhängen an der Endanschwellung der äusseren Körner charakterisirt. Ein von einem Zapfen erhaltener Eindruck vermengt sich bei seinem Weg durch die innere Körnerschicht nicht mit anderen Eindrücken, er bleibt so zu sagen „individualisirt", weil die Endanschwellung der Zapfen nur mit einem der kleinen Endbüschel der bipolaren Zellen in Kontakt tritt.

Aus der Verminderung des Durchmessers der Zapfen, welche es ermöglicht, dass hier eine grössere Anzahl Sehzellen auf einem bestimmten Raum Platz haben, als an anderen Stellen der Retina, erklären sich alle Veränderungen, welche sich an anderen Schichten vorfinden, so: die bedeutende Stärke der äusseren Körnerschicht; die Vermehrung der Anzahl der Bipolaren; die relative Kleinheit derselben und die sehr bedeutende Ausdehnung der Schicht der amakrinen und Ganglienzellen.

Die Schrägheit der Sehzellen und der bipolaren Zellen ist durch zwei Thatsachen bedingt: erstens dadurch, dass die Spongioblasten und die Ganglienzellen in der Tiefe der Fovea sehr spärlich sind, oder gänzlich fehlen; und zweitens — und das ist der wichtigste Grund — durch folgendes: Zu einem wirksamen Kontakt zwischen den bipolaren und den Ganglienzellen ist offenbar ein bestimmtes Stück Oberfläche nöthig (wie die konzentrischen Plexus der inneren plexiformen Zone). Um nun die zu diesen Zellbeziehungen nöthige Oberfläche

in der Fovea herauszubekommen, müssen nicht nur die Ränder der Fovea, sondern auch die an diese grenzenden Partien hinzugezogen werden. Je dünner und zahlreicher die Zapfen sind, um so grösser muss das Stück Retina sein, in der sich die aus der Fovea centralis herstammenden Zapfenfasern und die bipolaren Zellen, welche sich mit ihnen verbinden, ausbreiten können. Wie schon oben bemerkt, ist die Reduktion der Kontaktoberflächen im Niveau der inneren plexiformen Schicht weniger beträchtlich, als diejenige in der äusseren plexiformen Schicht, zwischen den bipolaren und den basilaren Anschwellungen der Zapfen.

Obgleich meine Untersuchungen in diesem Gebiete noch nicht abgeschlossen sind, glaube ich doch behaupten zu dürfen, dass auch die Fovea des Menschen und der Säugethiere auf die eben geschilderte Weise aufgebaut ist. In der menschlichen Retina ist die Schrägheit der Zapfenfasern sehr stark ausgesprochen, und es lassen sich in der äusseren Körnerschicht, wie bei dem Chamäleon, zwei Unterzonen sehr deutlich unterscheiden.

Die Entwickelung der retinalen Zellen.

Die Entwickelung der Retina ist von einer ganzen Anzahl Autoren untersucht worden, namentlich von Babuchin[1]), Löwe[2]), Ogneff[3]), Bellonci[4]), Koganeï[5]) und H. Chievitz[6]).

Meine Untersuchungen über diesen Gegenstand sind noch nicht beendigt. Ich werde mich deshalb hier darauf beschränken, kurz die Resultate anzuführen, welche man mit der Golgi'schen Methode in Betreff der Metamorphosen der Müller'schen Fasern und einiger Nervenzellen erhält.

Meine Beobachtungen erstreckten sich auf Embryonen von der Maus, vom Kaninchen, vom Kalb und vom Huhn. Es gelang mir nur, die Retina zu einer Zeit zu untersuchen, in der die innere plexiforme Schicht und die Ganglienzellenschicht sich schon differenzirt zeigen; Färbungsversuche in früheren

1) Babuchin: Beiträge zur Entwickelung des Auges, bes. der Retina; Würzb. naturwiss. Zeitschr. Bd. II. 1863.

2) Löwe: Die Histogenese der Retina; Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XV. 1878.

3) Ogneff: Histiogenese der Retina. Medic. Centralbl. No. 35. 1881.

4) Bellonci: Contribution à l'histogénèse de la couche moléculaire interne de la rètine; Arch. italien de Biologie, t. III. 1883.

5) Koganeï: Untersuchungen über die Histiogenese der Retina; Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIII. 1884.

6) Chievitz: Die Area und Fovea centralis retinae beim menschlichen Foetus; Internat. Monatsschr. f. Anat. und Physiol. Bd. IV. 1887.

Stadien, z. B. zu der Zeit, wo die Körnerschichten sich ohne Demarkationslinie in die Ganglienzellenschicht fortsetzen, sind bisher noch von keinem Erfolg gekrönt worden.

Epitheliale Zellen. Auf Schnitten durch eine sehr junge Retina färben sich ausschliesslich die Stützzellen (Taf. VII, Fig. 1, *d*) und zeigen sich in einer Form, die lebhaft an die der epithelialen Zellen in dem fötalen Mark erinnert. Sie sind länglich, spindelförmig, besitzen einen eiförmigen Körper, der den Kern umschliesst, und zwei zarte Fortsätze, einen aufsteigenden und einen absteigenden, welche an der Oberfläche der Retina mit konischen Anschwellungen endigen. Die Thatsache, dass die embryonale Retina spindelförmige Zellen besitzt, deren Fortsätze die beiden Oberflächen der Membran erreichen, ist schon von Babuchin beschrieben worden.

Der Zellkörper der Müller'schen Fasern und also auch ihre Kerne sind in der ersten Zeit der Entwickelung durch alle Schichten der Retina zerstreut mit Ausnahme der Ganglienzellen- und der Optikusfaserschicht (Taf. VII, Fig. 1); je mehr jedoch die Membran an Dicke zunimmt und je mehr die anatomische Differenzirung der Schichten vor sich geht, um so mehr wandern die Kerne nach dem centralen Theil der Retina, der späteren inneren Körnerschicht, da wo diese an die innere plexiforme Schicht grenzt, um hier definitiv zu bleiben (Taf. VII, Fig. 3).

Je mehr die Entwickelung der Müller'schen Fasern fortschreiten, um so unregelmässiger werden ihre Umrisse und ihre oberen Enden; diese endigen zuerst einfach, können jedoch später Bifurkationen eingehen und so die von den radialen oder den epithelialen Zellen des fötalen Hirns her bekannten peripheren Büschel bilden, jedoch in einer etwas einfacheren Form (Taf. VII, Fig. 2, *f*).

Schliesslich nehmen die epithelialen Zellen an Dicke zu; von ihren centralen und ihrem peripheren Fortsatz gehen lamellöse Ausläufer aus und ihr unteres Ende, das zu einer flachen Lamelle umgestaltet ist, sendet feine Fädchen aus, die bei ihrem Wachsthum zwischen die Sehzellen vordringen. Bei den Vogelembryonen, wo ich diese Phase besonders studirt habe, lässt sich wahrnehmen, dass die lateralen Lamellen der Müller'schen Fasern im Niveau der Spongioblasten anfangen; im Niveau der äusseren Körner geht der Entstehung der Lamellen die Bildung eines rundlichen oder ovalen Protoplasmaklumpens voraus, eine Art von Reservematerial, aus welchem später erst die seitlichen Fortsätze sich entfalten (Taf. VII, Fig. 3, *a*).

Bei den Embryonen des Hühnchens und der Eidechse habe ich eine interessante Thatsache konstatiren können, die sich auf die Entwickelung der Endzertheilungen des tiefen Fortsatzes der Müller'schen Fasern bezieht. Bekanntlich zerfallen bei diesen Thieren die Müller'schen Fasern in der Höhe der Schicht der amakrinen Zellen in ein Bündel von absteigenden Fibrillen, welche

in der Membrana limitans interna mit konischen Verdickungen endigen. Bei den Embryonen beginnt diese Zertheilung in Fibrillen in der Schicht der Ganglienzellen und setzt sich später durch eine Art von longitudinaler Spaltung bis zu der Schicht der Spongioblasten fort.

Schicht der Ganglienzellen und der Optikusfasern. Diese beiden Schichten sind die ersten, welche sich bei jungen Embryonen differenziren, wie schon von den Autoren, namentlich von Kölliker[1]) und Chievitz[2]) bemerkt worden ist. Erst wenn diese Schichten gebildet sind, erscheint die innere plexiforme Schicht.

Es ist mir gelungen, die Ganglienzellen bei einem Mäuseembryo von 15 mm Länge zu färben, bei dem diese Schicht noch nicht entwickelt war (Tafel VII, Fig. 1). Man findet in einem solchen Falle diese Zellen noch in grosser Entfernung von der Optikusfaserschicht gelegen und noch nicht zu einer regulären Schicht angeordnet. Ihre Form, besonders die der jüngsten Zellen, erinnert vollständig an die der Neuroblasten von His[3]), d. h. also sie sind euterförmig und ihr absteigender Fuss setzt sich in eine Optikusfaser fort (Taf. VII, Fig. 1 *a*). Die etwas mehr entwickelten Ganglienzellen weisen schon mehrere rudimentäre Protoplasmafortsätze auf, die sich in aufsteigende und absteigende anordnen. Die ersteren gehen von der oberen Fläche des Zellkörpers aus, theilen sich dichotomisch und endigen in der darüberliegenden Schicht mit recht dicken Varikositäten.

Die letzteren, ein, zwei oder drei an der Anzahl, gehen bald von dem unteren Theil des Zellkörpers aus, bald von der Basis des Nervenfortsatzes und begeben sich in die Optikusfaserschicht, wo sie frei endigen (Taf. VII, Fig. 1, *g*).

In späterer Zeit theilen sich die oberen Fortsätze mehrmals, wie auf Taf. VII, Fig. 2, *e* zu sehen ist und bilden eine komplizirte, horizontale Verzweigung; die unteren Fortsätze dagegen schlängeln sich eine Zeit lang mitten zwischen die Optikusfasern hinein, werden schliesslich atrophisch und verschwinden ganz.

Man sieht also, dass die Entwickelung der protoplasmatischen Zweige in der Retina fast in derselben Weise vor sich geht, wie in dem Rückenmark des Hühnchenembryos, wo von Lenhossék[4]) und ich[5]) selbst alle Phasen in der Entwickelung der Neuroblasten von His verfolgen konnten.

---

1) Kölliker: Embryologie des Menschen und der Wirbelthiere; 1882. 2. franz. Aufl. p. 717.

2) Loc. cit.: p. 205 u. ff.

3) His: Die Neuroblasten und deren Entwickelung im embryonalen Marke. Arch. f. Anat. und Entwickelungsgesch. 1887.

4) v. Lenhossék: Zur Kenntniss der Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo; Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil. 1890.

5) Cajal: A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moelle épinière du poulet? Anat. Anzeiger. 1890.

Die Sehnervenfasern färben sich sehr schön in der embryonalen Retina und man kann sie leicht bis in den Sehnerv hinein verfolgen. Doch ist es mir leider bis jetzt noch nicht gelungen, sie in den früheren Stadien ihrer Entwickelung zu färben, in denen sie sich noch im Zustand des Wachsthums befinden. Ich kann deshalb keine Stellung zu der seit langer Zeit geführten Diskussion nehmen zwischen W. Müller[1]), welcher der Ansicht ist, dass die Optikusfasern in den Stiel der Augenblase von der Retina aus hineinwachse, und M. His[2]), Kölliker[3]) und anderen, welche ein Wachsthum im entgegengesetzten Sinne annehmen, d. h. von dem Gehirn zu der Augenblase hin. Wenn es erlaubt ist, bei einem schwierigen Gegenstand aus Analogien zu schliessen, so möchte ich behaupten, dass es wohl angeht, beide Ansichten aufrecht zu erhalten. Nach den neuesten Lehren von His über das Wachsthum der Achsencylinder der Neuroblasten und nach den jüngsten Entdeckungen über die Endigung der Nervenfasern scheint mir die Annahme ganz natürlich, dass diejenigen Retinafasern, welche von den Ganglienzellen ihren Ursprung nehmen, in centripetaler Weise wachsen und diejenigen Fasern, deren Ursprung in den optischen Centren liegt, in centrifugaler Richtung.

Taf. VII, Fig. 4 stellt einen Schnitt von vorn nach hinten durch das Auge eines Mäuseembryos dar. Man bemerkt bei *C* eine recht beträchtliche retinale Faltung, welche Kölliker schon beschrieben hat; die Müller'schen Fasern erscheinen hier sehr gewunden und dick. Die Prismen der Krystalllinse färben sich oft mit Chromsilber und weisen dann rauhe Konturen auf, obgleich sie keine Verbindungsfasern besitzen. Mehrere centrale Prismen haben schon ihren Kern verloren.

Meine Beobachtungen über die anderen Schichten der Retina sind noch unvollkommener. Ich will indessen doch einige Worte hierüber sagen.

Die amakrinen Zellen erscheinen zu derselben Zeit wie die Ganglienzellen und mit der Entwickelung ihres unteren Büschels beginnt die Bildung der inneren plexiformen Schicht. Die Fasern der Endverzweigung des unteren Büschels sind kurz, dick und sehr varikös, sie treffen mit den Aestchen des aufsteigenden Büschels der Ganglienzellen zusammen. Bei dem Hühnchen sind am vierzehnten Tag die nervösen Spongioblasten vollständig differenzirt (Fig. 3, *u*) und man kann schon die verschiedenen Arten der amakrinen Zellen erkennen.

Die bipolaren Zellen sind beim Hühnchenembryo vom dreizehnten Tag an deutlich sichtbar (Fig. 3, *m*); doch sind ihre oberen und unteren Büschel noch sehr kurz und haben ein granulirtes Aussehen. Die Landolt'sche Keule ist relativ sehr dick.

---

1) W. Müller: Ueber Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. Leipzig 1875, aus der Festschrift zu Ludwig's Jubiläum.

2) His: Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.

3) Kölliker: Soc. cit. p. 709.

Es ist mir ganz neuerdings noch geglückt, Netzhäute vom neunten und zehnten Tag zu färben. Sie sind in der Entwickelung schon recht weit vorgeschritten, denn die innere plexiforme Schicht ist, wenn auch recht dünn, so doch schon formirt. In solchen Netzhäuten sehen die bipolaren Zellen vollständig wie diejenigen aus der Riechschleimhaut aus. Sie haben einen länglichen Zellkörper, der fast ganz von dem Kern eingenommen wird und zwei Fortsätze: einen aufsteigenden, welcher dick und geradlinig ist, und im Niveau der Membrana limitans externa mit einer Varikosität endigt, und einen absteigenden sehr zarten Fortsatz, welcher ganz wie eine Nervenfaser aussieht und in der inneren noch rudimentären plexiformen Zone mit einer kleinen Anschwellung endigt, die mehr oder weniger unregelmässig aussieht, aber noch nicht die Neigung, Verzweigungen einzugehen verräth, wie es später der Fall ist. Bei einigen bipolaren Zellen bemerkt man an dem dicken oder äusseren Fortsatz im Niveau der eben erst angedeuteten äusseren plexiformen Schicht ein oder zwei kleine Verdickungen, welche die rudimentäre Anlage der flachen zu den Lagen oder Unterschichten der äusseren plexiformen Schicht gehörigen Verzweigungen darstellen. Am elften Tag sind einige Verzweigungen dieser Art schon deutlich ausgesprochen. Wir sehen also, dass die Bildung der Landolt-schen Keule derjenigen der Zweige der äusseren plexiformen Schicht (welche aus sekundären Verzweigungen entsteht) vorausgeht, und dass die bipolaren Zellen der Netzhaut in ihrer primitiven Anlage den bipolaren Zellen des Ganglion spinale und der Riechschleimhaut ganz gleich sind.

In der Retina noch jüngerer Embryonen, zum Beispiel derjenigen, welche auf Taf. VII, Fig. 1 dargestellt ist und von einem Mäuseembryo von 15 mm Länge stammt, ist es unmöglich die bipolaren Zellen von den Körnern der Sehzellen und sogar von unvollständig gefärbten Müller'schen Fasern zu unterscheiden. Indessen vermuthe ich, dass gewisse spindelförmige Zellen, welche in verschiedener Höhe in der äusseren Hälfte der Retina liegen und dadurch charakterisirt sind, dass ihr absteigender Fortsatz kurz ist und mit einer Anschwellung endigt, die bipolaren Zellen darstellen. (Taf, VII, Fig. 2, *b*). Der äussere Fortsatz erreicht die Membrana limitans. Da jedoch die äussere Körnerschicht und die äussere plexiforme Schicht zu dieser Zeit noch nicht differenzirt sind, so lässt sich nicht mit Sicherheit behaupten, dass diese spindelförmigen Elemente wirklich mit den bipolaren Zellen identisch sind, um so weniger, da sie dieselben Eigenschaften zu besitzen scheinen, wie gewisse andere Elemente, welche ganz nahe an der Membrana limitans externa gelegen sind und welche wohl die rudimentären Sehzellen oder die proliferirenden Zellen von Koganeï und Chievitz darstellen könnten. (Taf. VII, Fig. 2, *g*).

Meine Untersuchungen über die Stäbchen und Zapfen und ihre Körner sind noch wenig genau. Bei dem Embryo des neugeborenen Kaninchens ist die äussere Körnerschicht schon gebildet (Taf. VII, Fig. 12); man findet sie durch die äussere plexiforme Schicht von der inneren Körnerschicht getrennt.

Sie enthält zwei Arten von Zellen: solche, welche einen einzigen aufsteigenden Fortsatz besitzen und solche, welche zwei Fortsätze haben, einen aufsteigenden und einen absteigenden. Dieser letztere endigt mit einer sehr unregelmässigen Anschwellung frei in der äusseren plexiformen Schicht. Ich bin der Ansicht, dass alle diese Körner den Stäbchen zugehören, und dass die Körner der Zapfen sich mit Chromsilber nicht gefärbt haben.

In der Retina des Hühnchens sind die äusseren Körner vom dreizehnten oder vierzehnten Tage an ausgebildet und man kann sogar schon die zwei Arten von Zapfenfasern unterscheiden: Die geraden Fasern und die schrägen Fasern (Taf. VII, Fig. 3, *e*). Die Stäbchen und Zapfen selbst stellen sich dar, wie dies Kölliker, Babuchin, Chievitz u. a. bemerkt haben, als sehr kurze hyaline Auswüchse, die von den peripheren Enden der Körnerfasern ausgehen, diese Auswüchse färben sich nicht mit Chromsilber.

In der Retina des Hühnchenembryos vom vierzehnten bis fünfzehnten Tage nach der Inkubation, findet man schon alle Nervenzellen fast vollständig ausgebildet. Auf meinen letzthin angefertigten Schnitten konnte ich fast alle Arten von Spongioblasten und von Ganglienzellen beobachten; besonders zeigen sich die amakrinen Zellen mit strahlenförmigem Büschel in der zweiten Unterschicht ausserordentlich schön. Die radiären Fibrillen ziehen fast ganz geradlinig fort und endigen fast alle in derselben Entfernung mit einer rundlichen, recht bedeutenden Nodosität. Die Ganglienzellen der zweiten Unterschicht (siehe Typus *E* und *G* in Fig. 1, Taf. V) sind daneben auch schon ganz deutlich entwickelt. Auf denselben Schnitten sah ich eine Nervenfaser, welche aus der Optikusfaserschicht hervorging, die innere plexiforme Zone und die innere Körnerschicht durchzog und dann, an der äusseren plexiformen Zone angelangt, eine horizontale Richtung einschlug und so noch weithin zu verfolgen war. Bei ihrem Durchtritt durch die innere plexiforme Zone sendete sie einen seitlichen (kollateralen) Nebenast ab, welcher horizontal verlief. Ich kann nicht sagen, was diese Fasern, die, wenn auch sehr selten, sich auch bei den erwachsenen Batrachiern und Säugethieren beobachten lassen, für eine Bedeutung haben.

Die horizontalen Zellen färben sich sehr schön in der Retina des neugeborenen Kaninchens (Taf. VII, Fig. 12). Sie besitzen eine halbmondförmige Gestalt mit zwei dicken, horizontalen Ausläufern, welche sich in der äusseren plexiformen Schicht verzweigen. Man kann schon zwei Zelltypen unterscheiden: Zellen mit einem absteigenden Protoplasmafortsatz und Zellen mit nur horizontalen Ausläufern. Diese letzteren sind die zahlreicheren und bilden auf Horizontalschnitten durch die Retina durch innige Berührungen ihrer Protoplasmaausläufer ein engmaschiges Netz.

Bei dem Studium der Entwickelung der Retina und der nervösen Centren habe ich mir oft folgende Frage vorgelegt: wie geht das mechanische Wachsthum der Nervenfasern vor sich und worin besteht jene merkwürdige Kraft, vermöge deren Nerven-

fortsätze, welche von ganz entfernten Zellen herkommen, im Stande sind, sich direkt mit bestimmten Nervenzellen des Mesoderms oder des Ektoderms in Kontakt zu setzen, ohne dass sie sich jemals verirren oder einen Umweg machen?

His hat sich mit dieser wichtigen Frage beschäftigt [1]). Er ist folgender Ansicht: Die Achsencylinder der Neuroblasten ziehen immer, sowohl im Mark, wie im Gewebe des Mesoderms, in der Richtung, wo sie den geringsten Widerstand (durch Knochen, Knorpel, Membranen etc. vorfinden.

Ohne die Wichtigkeit solcher mechanischer Einflüsse leugnen zu wollen, besonders bei dem Wachsthum der Nervenfasern von der Retina zum Gehirn und umgekehrt, glaube ich, man könnte auch an Vorgänge denken, wie sie bei der von Pfeffer sogenannten Chemotaxis [2]) stattfinden, deren Einfluss auf die Leukocyten von Massart und Bordet [3]), Gabritchewsky [4]), Buchner [5]) und Metchnikoff [6]) konstatirt worden ist. Der letztgenannte Gelehrte erklärt durch die Chemotaxis sogar die Vereinigung der Wachsthumspunkte (Sprossen) der embryonalen Gefässe.

Wenn man eine chemotaktische Sensibilität bei den Neuroblasten annimmt, so muss man voraussetzen, dass diese Zellen eine amoeboïde Bewegung besitzen und dass sie durch gewisse Substanzen, die von Zellen des Epithels oder des Mesoderms ausgeschieden werden, excitabel sind. Die Fortsätze der Neuroblasten würden sich nach chemischen Strömungen orientiren und den Ausscheidungsprodukten bestimmter Zellen entgegen ziehen.

Die erste von diesen beiden Eigenschaften ist durch die schönen Untersuchungen von His und durch die meinigen über den Modus des Wachsthums der Zellen des Ganglionspinale bewiesen. Diese Zellen, welche bei allen Wirbelthieren zuerst bipolar sind, werden schliesslich bei den Fröschen, Reptilien, Vögeln und Säugethieren durch die Bildung eines auf Kosten des Zellleibes immer länger werdenden Stiels und dadurch, dass das um den Kern herumliegende Protoplasma nach der Peripherie des Ganglion hinwandert, unipolar.

Ich habe eine analoge Erscheinung bei den Körnern des Kleinhirns entdeckt. Zuerst sind diese Zellen bipolar und liegen nahe an der Oberfläche, sie werden dann später unipolar, indem sich ihr Leib verlängert und durch die molekulare Schicht bis zur Schicht der tiefen Körner wandert. Erst dann entstehen Protoplasmaverzweigungen [7]).

---

1) His: Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln etc. 1886 und: Zur Geschichte des Gehirns, sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschlichen Embryo; Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1888.

2) Pfeffer: Untersuchungen aus dem bot. Institute in Tübingen; Vol. I. p. 363.

3) Massart u. Bordet: Annales de l'Institut Pasteur. 1891. p. 417.

4) Gabritchewsky: Annales de l'Institut Pasteur. 1890. p. 346.

5) Buchner: Berliner klin. Wochenschr. 1890. No. 47.

6) Metchnikoff: Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation, Paris 1892.

7) Diese Ansicht ist von meinem Bruder ausgesprochen worden in seiner Arbeit: El encéfalo de los reptiles; Trabajo del laboratorio de histologia de la Universidad de Zaragoza. 1891. p. 30.

Es ist wohl zur Zeit unmöglich die chemotaktische Eigenschaft dieser Zellen durch sichere Beobachtungen oder Experimente zu beweisen. Selbst wenn man sie aber für sicher hält, so würde doch nicht bei dem Wachsthum aller Nervenfortsätze ein und derselbe Modus anzunehmen sein. Man müsste etwa folgende Fälle unterscheiden: 1. Die Wanderung der Zellkörper selbst; 2. das Wachsthum der Achsencylinder nach bestimmten Zellen hin; 3. das Entgegenwachsen von Fortsätzen zweier für einander bestimmter Nervenzellen; 4. das Wachsen der Protoplasmafortsätze und der Achsencylinder einer einzelnen Zelle nach verschiedenen Richtungen hin etc.

1. Die Wanderung der Zellkörper. Eine Wanderung der Zellkörper ohne wesentliche Veränderung in der Lage des Achsencylinders beobachtet man bei mehreren embryonalen Nervenzellen des Markes und besonders, wie oben schon erwähnt, bei den primordialen Körnern des Kleinhirns und den Körnern der sensitiven Ganglienzellen. Für solche Fälle muss man entweder eine positive Chemotaxis annehmen, welche in der Richtung wirkt, in der sich die Zellen bewegen, oder eine negative Chemotaxis, welche in der Gegend der Achsencylinder thätig ist und die Zellen zwingt, diese Achsencylinder zu fliehen, bis sie auf ein mechanisches Hinderniss stossen, wie es bilden: die zusammenhängende Membran der Ganglien, die Bündel der weissen Substanz im Kleinhirn etc.

2. Das Wachsthum der sensitiven und der motorischen Achsencylinder. Das centrifugale Wachsthum der Nervenfasern nach den epithelialen Zellen, den Muskelfasern etc. hin ist sehr schwer zu erklären, selbst wenn man annimmt, dass die Chemotaxis die Ursache ist, welche die Achsencylinder so wahrhaft enorme Strecke durchwandern lässt. Zuerst kommt wohl der Einfluss bestehender Hindernisse, sowie der Orte, welche den geringsten Widerstand entgegenstellen, zur Geltung (His'sche Theorie). Die Chemotaxis würde vielleicht erst in der letzten Zeit des Wachsthums wirksam sein, wenn die Nervenfasern schon das Gebiet berühren, wo sich die Zellen befinden, welche bestimmt sind ihre Endzweigung aufzunehmen. Die anziehenden Substanzen würden durch die epithelialen, glandulären, muskulären etc. Zellen secernirt[1]).

---

[1]) Nach Abschluss dieser Arbeit empfing ich eine höchst interessante Arbeit von Strasser: Alte und neue Probleme der entwickelungsgeschichtlichen Forschung auf dem Gebiet des Nervensystems; Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgesch. 1892. In dieser Arbeit wird ebenfalls das Wachsthum der Nerven nach den Muskeln und den sensitiven Organen hin abgehandelt. Nach Strasser ist die Ursache des Wachsthums eine elektromotorische Erscheinung. Unter dem Einfluss eines elektronegativen Zustandes des Myotoms würden die Neuroblasten erregt und ihr äusserer Pol (die Seite des Achsencylinders) würde positiv elektrisch. Das Auswachsen des Zellenleibes an der Stelle dieses Poles und die Verschiebung der Zelle im Ganzen gegen die Muskelplatte hin wäre zunächst Folge der direkten Anziehung in der Richtung der grössten Differenz des Potentials der elektrischen Ladung. Ich werde auf die Besprechung dieser Hypothese später noch zurückkommen. C.

3. Das Entgegenwachsen von zu einander gehörigen Nervenzellen. Bei den Zellen, deren Verzweigungen das Bestreben haben sich zu treffen, könnte man eine positive gegenseitige und gekreuzte Chemotaxis annehmen. Dadurch würde sich z. B. erklären, wie die Füsse der Stäbchen und der Zapfen es fertig bringen, sich mit den aufsteigenden Büscheln ganz bestimmter Bipolaren in Kontakt zu setzen, und wie die Verzweigungen der Ganglienzellen ausschliesslich zu den unteren Büscheln gewisser Spongioblasten hinwachsen.

4. Das Wachsen der nervösen und protoplasmatischen Fortsätze nach verschiedenen Richtungen hin. Als Beispiel hierfür mögen die Purkinje'schen Zellen gelten. Anfangs sind diese Zellen euterförmig gestaltet und besitzen nur einen absteigenden Nervenfortsatz; sie unterliegen sodann dem Einfluss einer anziehenden Substanz, welche an den Centren abgesondert wird, wo dieser Fortsatz endigen soll. Sobald der Achsencylinder dann an seinem Ziel angelangt ist, bleibt er für die Zukunft unverändert und ruhig liegen: indifferente Chemotaxis. Ferner ist der Zellkörper der Sitz einer positiven Chemotaxis für die Substanzen, welche im Niveau der in der Bildung begriffenen parallelen Fibrillen der molekularen Schicht produzirt werden. Unter diesem Einfluss bildet sich die Protoplasmaverzweigung aus, deren sekundäre Aestchen in ihrer Richtung und ihrer Form eine gewisse Beziehung zu der Richtung und der Zahl der parallelen Fibrillen behalten.

Die hypothetische Rolle, welche die epithelialen Zellen und ihre begrenzenden Membranen bei diesem Vorgang spielen, wäre vielleicht die, dass sie dazu dienten, um die amöboiden Bewegungen der Fortsätze richtig zu leiten und zu verhindern, dass die Zellfortsätze blindlings in gerader Richtung nach der chemotaktischen Quelle hinziehen, anstatt die passenderen Richtungen entsprechend der anatomischen Konstruktion dieser Partien einzuschlagen. Nach dieser Annahme wird es verständlich, warum die von den Ganglienzellen der Retina herrührenden Achsencylinder, die zu bestimmten Elementen der Centren hin chemotaktisch angereizt werden, nicht in das Innere des Auges gerathen, da die Membrana limitans interna ihnen gegenüber eine fest zusammengefügte Barrière bildet. Man darf den Müller'schen Fasern keinen direkten Einfluss auf die Morphologie und die Richtung der Nervenzellen zusprechen, denn zur Zeit, wo die ersteren ihre lamellösen Ausbreitungen aussenden, um die Höhlungen zur Aufnahme der einzelnen Zellen und das Stroma der plexiformen Schichten zu bilden, finden sich die Körper und Fasern der retinalen Nervenzellen schon vollständig differenzirt.

Es lässt sich diese Theorie auch auf andere nervöse Centren anwenden. So könnte man während der ersten Entwickelungsstufe der epithelialen Zellen diesen einen Einfluss auf die Morphologie der Pyramiden zusprechen. Denn durch die Vorliebe der Ependymzellen für die Spindelform, die wir aus den Arbeiten von Magini, Falzacappa, Cajal und Retzius kennen und durch

die strahlenförmige Richtung ihrer peripheren Fortsätze, welche sich an die Pia mater inseriren, könnte in gewisser Weise (vermittelst der Chemotaxis) die Richtung und das Wachsthum des Protoplasmastammes der Pyramiden nach der Oberfläche des Gehirns hin beeinflusst werden. Ein Umstand, welcher noch diesen mechanischen Einfluss zu beweisen scheint, ist der, dass die periphere Verzweigung des äusseren Endes der epithelialen Zellen, dieselbe Form und dieselbe Lage besitzt und zur selben Zeit erscheint, wie der Endbüschel des peripheren Stammes der Pyramiden (in der ersten cerebralen Schicht). Dagegen erklärt sich das Auftreten sowohl der nervösen als der protoplasmatischen kollateralen Bahnen, sowie die Richtung der Achsencylinder der Verbindungs- und Kommissuren-Zellen nicht aus der Form und der Richtung der epithelialen Zellen des Gehirns. Immerhin ist es eine sehr bezeichnende Thatsache, dass die embryonalen, epithelialen Zellen der Centren (im Rückenmark, Ammonshorn, Kleinhirn, Gehirn, Lobus opticus etc.) immer dieselbe Richtung wie die primordialen Nervenzellen haben.

Ich will hier nicht weiter den Wert der Lehre von der Chemotaxis erörtern und ihre Anwendung zur Erklärung des Wachsthums der Ausläufer der Nervenzellen. Das, was ich gesagt habe, mag wohl genügen um zu zeigen, dass, wenn man ausser dem mechanischen Einfluss des intra- und extra-nervösen Konnektivgewebes noch eine chemotaktische Erregbarkeit der Neuroblasten in positivem oder negativem Sinne annimmt, man einigermassen die so räthselhafte Entstehung der Morphologie der Nervenzellen verstehen kann, so wie die nicht weniger schleierhafte Entstehung der Beziehungen, welche weit auseinander liegende Zellen per contiguitatem eingehen.

Die mitgetheilte Hyphothese besitzt nicht die Prätention alles erklärt zu haben; sie ist auf der Annahme chemischer und morphologischer Vorgänge aufgebaut, für die wir zur Zeit selbst noch keine Erklärung besitzen. Und selbst wenn man die Hypothese als bewiesen betrachten könnte, so sind durch sie immerhin nur sekundäre Vorgänge bei dem Wachsthum der Zellen klargelegt, die primären Bedingungen für die Entwickelung der Zellen selbst sind noch in tiefes Dunkel gehüllt und werden es wohl noch lange bleiben.

Immerhin ist eine, wenn auch noch auf schwachen Füssen stehende, wissenschaftliche Hypothese besser als gar keine Erklärung. Es könnte deshalb wohl die meinige, trotz der Einwände, welche man gegen sie geltend machen kann, provisorisch angenommen werden. Vielleicht bringen aber erneute Untersuchungen, welche unternommen werden, um diese Hypothese zu stützen oder umzustossen, uns eine solidere Theorie von den räthselhaften Vorgängen bei dem Wachsthum der Nervenzellen.

Allgemeine Schlüsse.

1. Die nervösen Zellen, die epithelialen Zellen, die Stäbchen und Zapfen der Retina sind bei allen Wirbelthieren vollständig unabhängige Elemente, echte Neurone im Sinne Waldeyers.

2. Die Fortleitung einer Nervenbewegung von Zelle zu Zelle findet dadurch statt, dass die Fortsätze der einzelnen Zellen sich an einander legen. Ein solcher Kontakt findet manchmal zwischen den Fortsätzen nur zweier sich gegenüberliegenden Zellen statt; gewöhnlich jedoch treten eine grössere Anzahl von Zellen in Beziehung zu einander. Zum Beispiel tritt der aufsteigende Büschel einer bipolaren Zelle, welche für die Zapfen bestimmt ist, mit mehreren Zapfenfüssen in Kontakt und jeder Zapfenfuss kann wiederum sich mit den Fasern mehrerer bipolarer Zellen in Beziehung setzen.

3. Die Stäbchen der Knochenfische, der Nachtvögel und der Säugethiere besitzen einen gemeinschaftlichen Charakter: Sie endigen mit einer mehr oder weniger rundlichen Anschwellung in der äusseren Lage der äusseren plexiformen Schicht. Die Stäbchen der Tagvögel und der Frösche endigen dagegen mit einem konischen Fuss, der mit horizontalen Fädchen besetzt ist.

4. Neben den geraden oder den gewöhnlichen Zapfen findet man bei den Fröschen, den Reptilien und den Vögeln Sehzellen mit schräg absteigender Faser, deren Basalanschwellung in einer tieferen Zone liegt, als die Füsse der anderen Sehzellen.

5. Bei den Knochenfischen und den Säugethieren giebt es zwei Arten von bipolaren Zellen: 1. Bipolare, die für die Stäbchen bestimmt sind; ihr Büschel ist vertikal und setzt sich mit den Endkügelchen der Stäbchen in Konnex; und 2. Bipolare, die für die Zapfen bestimmt sind; ihr Büschel ist ganz flach, liegt in einer tieferen Zone und setzt sich speziell mit den Endanschwellungen und Endfibrillen der Zapfen in Verbindung.

6. Die Ausdehnung der oberen Büschel der Bipolaren, sowohl derer, welche für die Stäbchen, als derer, welche für die Zapfen bestimmt sind, ist sehr verschieden. Daher kommt es, dass einzelne Bipolaren den Lichteindruck von einer grossen Anzahl von Sehzellen empfangen und fortleiten, während andere dies nur von einer kleinen Anzahl derselben thuen.

7. Es besteht ein direkte Beziehung zwischen dem Volumen und der Anzahl der horizontalen Zellen einerseits und der Dünnheit und Massenhaftigkeit der Stäbchen andererseits. So kommt es, dass bei den Säugethieren und den Knochenfischen, bei denen die Stäbchen sehr schlank und sehr zahlreich sind, die horizontalen Zellen ganz ausserordentlich entwickelt sind. Das Umgekehrte beobachtet man bei den Reptilien, den Fröschen und den Vögeln, bei denen die Stäbchen fehlen (Reptilien) oder wenig zahlreich sind.

8. Nach der Lage und den Verbindungen, welche die inneren und die äusseren horizontalen Zellen haben, lässt sich vermuthen, dass sie dazu dienen, bestimmte Gruppen von Stäbchen mit bestimmten anderen Gruppen, die in einer mehr oder weniger bedeutenden Entfernung von dieser liegen, in Beziehung zu bringen. Sie könnten ausserdem noch eine eigene funktionelle Thätigkeit besitzen, welche uns noch nicht bekannt ist.

9. Die zwei Arten von Spongioblasten, welche von Dogiel beschrieben sind, kommen in der Retina der Frösche, der Reptilien und der Vögel vor (Spongioblasten mit einem Achsencylinder, der sich in einer Optikusfaser fortsetzt, und Spongioblasten ohne Nervenfortsatz oder amakrine Zellen). Bei den Säugethieren und den Knochenfischen habe ich nur amakrine Zellen vorgefunden.

10. Die amakrinen Zellen kann man nach der Form ihres Endbüschels in drei Klassen eintheilen: 1. Zellen mit flach ausgebreitetem strahlenförmigem Büschel, der durch sehr lange Nervenfibrillen gebildet wird; 2. Zellen, deren Büchel dicker und kürzer erscheint und aus sehr gewundenen, varikösen Protoplasmaausläufern besteht; 3. Zellen, die als Büschel nur einige dicke Zweige aufweisen, die als Protoplasmastämme imponiren.

Die ersten beiden Arten von amakrinen Zellen findet man in allen Unterschichten der inneren plexiformen Schicht. Die letzte Art, die von riesiger Grösse ist, trifft sich nur in einigen Unterschichten, ausserdem färben sich diese Zellen sehr selten.

11. Die innere plexiforme Schicht scheint bei allen Wirbelthieren aus vier, fünf oder einer grösseren Anzahl übereinander gelagerter Plexus zu bestehen. In der Höhe einer jeden dieser Plexus der sogenannten „Unterschichten der inneren plexiformen Schicht“ verschnüren sich die Endverzweigungen der amakrinen Zellen, die Endbüschel der bipolaren Zellen und die Endverästelungen der Ganglienzellen. Die Zahl der Plexus ist immer proportional der Anzahl und der Kleinheit der bipolaren Zellen.

12. Es lässt sich zur Zeit nicht bestimmen, was für eine Rolle die amakrinen Zellen spielen; man kann nur behaupten, dass sie eine Wirkung auf die Büschel der Ganglienzellen und vielleicht auch auf die der bipolaren Zellen ausüben. Es könnte diese Wirkung ihren Ursprung in den nervösen Centren nehmen und sich den amakrinen Zellen vermittelst der Endverzweigungen der centrifugalen Zellen mittheilen.

13. Bei den Säugethieren, vielleicht auch bei allen Wirbelthieren, enthält die innere plexiforme Schicht in wechselnder Höhe horizontale amakrine Zellen.

14. Bei den Fröschen, den Reptilien und den Vögeln entsenden die bipolaren Zellen oft kollaterale (seitliche) Verzweigungen zu verschiedenen Plexus der inneren plexiformen Schicht. Bei den Knochenfischen und bei den Säugethieren finden sich die Kollateralen niemals bei den bipolaren Zellen mit auf-

steigendem Büschel oder den für die Stäbchen bestimmten; ausnahmsweise kommen sie bei den bipolaren Zellen, welche für die Zapfen bestimmt sind, vor.

15. Bei den Säugethieren und bei den Knochenfischen berühren die unteren Verzweigungen der bipolaren Zellen, welche für die Stäbchen bestimmt sind, meistens die oberen Flächen der Ganglienzellen.

16. Die Ganglienzellen sind, je nach ihrer Form, ihrer Ausdehnung und der Anzahl der Schichten, in die sie Endverzweigungen entsenden, verschieden gestaltet. Man kann hier folgende Fälle unterscheiden: 1. Kleine einschichtige (in einer Schicht sich verästelnde, C. monoëstratificadas) Zellen, welche zu nur einigen bipolaren Zellen in derselben Unterschicht in Beziehung treten; 2. grosse einschichtige Zellen, welche Konnex mit einer grossen Anzahl bipolarer Zellen aus derselben Unterschicht eingehen; 3. vielschichtige (C. poliëstratificadas), grosse oder kleine Zellen, welche die Erregung der bipolaren Zellen aus zwei oder drei Unterschichten weiter zu leiten bestimmt sind; 4. diffuse Zellen (C. diffusas, diffus sich verästelnde Zellen), die sich in Konnex befinden mit den bipolaren Zellen, aus allen oder aus der Mehrzahl der Unterschichten in der plexiformen Schicht. Ich kann nicht mit Sicherheit entscheiden, ob auch Ganglienzellen vorkommen, die ausschliesslich in Beziehung zu den Spongioblasten stehen.

17. Da die untere Endverzweigung der bipolaren Zellen im Vergleich zu der der Ganglienzellen sehr klein ist, so werden selbst die kleinsten und einschichtigen Ganglienzellen den Centren Eindrücke zuführen, die von einer relativ beträchtlichen Anzahl von bipolaren Zellen übermittelt sind. Da nun jede einzelne Zelle dieser letzteren ihrerseits wiederum durch ihren aufsteigenden Büschel die Erregungen einer ganzen Anzahl von Sehzellen empfängt, so folgt daraus, dass ein Lichteindruck um so mehr sich konzentrirt, je mehr er in die Netzhaut vordringt.

18. Da bestimmte Ganglienzellen direkt die Insertion der Büschel der für die Stäbchen bestimmten Bipolaren empfangen und da ihre Verzweigungen wahrscheinlich auch mit den Büscheln der für die Zapfen bestimmten Bipolaren in Konnex stehen, so lässt sich annehmen, dass die Ganglienzellen die zwei Arten von spezifischen Bewegungen weiterleiten: die Farbenempfindung und die einfache Lichtempfindung. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass einschichtig sich verästelnde Ganglienzellen existiren, welche ausschliesslich entweder mit zu den Zapfen gehörigen, oder mit zu den Stäbchen gehörigen Bipolaren in Konnex sich befinden, also nur je eine der beiden Lichtbewegungen isolirt weiterleiten. Es ist dieser Punkt im Ganzen noch recht in Dunkel gehüllt und bedarf noch weiterer Untersuchungen.

19. Die in den Stäbchen und Zapfen erzeugte Bewegung wird in derselben Weise in der Retina weitergeführt, wie ein Reiz auf allen anderen sensoriellen Oberflächen fortgeleitet wird; das heisst, der Reiz wird von den protoplasmatischen Fortsätzen empfangen und aufgenommen, und von den Achsencylindern

weitergeleitet (in cellulifuger Richtung) und durch die Endverzweigungen dieser letzteren fixirt. Es ist dies das Gesetz von der dynamischen Polarität der nervösen Zellen, welches von van Gehuchten[1]) und mir[2]) aufgestellt worden ist. Um diese Theorie auf die Retina anwenden zu können, müssen wir die absteigenden Fortsätze der bipolaren Zellen als einen wirklichen Achsencylinder und die Fasern des oberen Büschels als Protoplasmafortsätze ansehen, eine Annahme, die nach den morphologischen Eigenschaften dieser Zellen ganz natürlich erscheint. Es würde also im Durchmesser der Retina oder auf dem Weg, den eine Lichtbewegung durch die Retina nimmt, zwei Stellen geben, wo im nervösen Leitungsapparat eine Uebertragung durch eine Art von Artikulation stattfindet: die erste befindet sich im Niveau der äusseren plexiformen Zone, die zweite liegt in den verschiedenen Plexus oder Unterschichten der inneren plexiformen Schicht.

Das Gesetz von der dynamischen oder funktionellen Polarität könnte man auch auf die Spongioblasten anwenden, dem Zellleib derselben würde danach durch die centrifugalen Fasern ein Impuls zugeleitet, welcher von den nervösen Centren herstammte; man müsste dann ferner den absteigenden Stamm der Amakrinen und seine Endästchen, trotz ihres wechselnden Aussehens, als funktionirende Fortsätze betrachten, in denen ein cellulifuger Strom verläuft, welcher auf die horizontalen Büschel der Ganglienzellen wirken würde.

20. Nach ihren morphologischen Eigenschaften kann man vier Arten von nervösen Zellen in der Retina unterscheiden: 1. Neuroepithelzellen (die Stäbchen und Zapfen); 2. Zellen mit kurzem Nervenfortsatz (die bipolaren und die horizontalen Zellen); 3. Zellen mit langem Nervenfortsatz (die Ganglienzellen und die nervösen Spongioblasten); 4. die amakrinen Zellen oder die Zellen ohne funktionell differenzirten Fortsatz, d. h. Elemente, welche den Körnern im Bulbus olfactorius oder noch mehr den monopolaren Zellen der Invertebraten (Retzius, v. Lenhossék etc.) vergleichbar sind.

21. Die Stelle, an der die einzelnen retinalen Elemente vorkommen, kann innerhalb bestimmter Grenzen variiren, ohne dass dadurch ein Wechsel in den protoplasmatischen oder den nervösen Beziehungen der Zellen eintritt. Die nicht an ihrer gewöhnlichen Stelle vorkommenden Zellkörper sind die sogenannten „versprengten Zellkörper" (C. déplacées). So beobachtet man: 1. Versprengte Zapfen-Körner (bei den Teleostiern), bei denen der Kern der Zapfen nach aussen zu von der Membrana limitans gelegen ist; 2. versprengte Bipolare (bei den Batrachiern und den Reptilien etc.); 3. versprengte Ganglienzellen (nervöse Spongioblasten Dogiel's, einige Ganglienzellen bei den Reptilien, welche in der inneren plexiformen Zone liegen etc.); 4. versprengte Amakrine (diejenigen Amakrinen, welche in der Mitte dieser Zone gelegen sind.

1) Van Gehuchten: La moëlle et le cervelet; La Cellule. t. VII. 1891.

2) Cajal: Significacion fisiologica de las espansiones protoplasmaticas y nerviosas etc. Rev. de ciencias med. de Barcelona, 1891.

22. Die Retina aller Vertebraten enthält im wesentlichen gleiche epitheliale Zellen (Müller'sche Stützfasern). Ihre Rolle scheint nicht nur darin zu bestehen, die nervösen Elemente zu stützen, sondern auch die Zellkörper und ihre protoplasmatischen Fortsätze zu isoliren, um eine Ueberleitung der Ströme in horizontaler Richtung im Niveau der Körnerschichten zu verhindern. Die seitlichen Ausbreitungen der epithelialen Zellen fehlen oder werden sehr fein in den Schichten, wo ein nervöser Konnex der Zellen unter einander stattfindet (plexiforme Schichten).

23. Im Nervus opticus, vielleicht auch in der Sehnervenfaserschicht der Retina aller Vertebraten finden sich spinnenförmige Zellen (C. en araignée) vor. Diese Zellen bilden wahrscheinlich einen schlecht leitenden Apparat für die Nervenströmungen in der Retina, ebenso wie die epithelialen Zellen, denn sie finden sich immer reichlich mitten zwischen den Nervenfasern, isoliren dieselben von einander und verhindern eine longitudinale Berührung der einzelnen Fasern.

24. Im Ganzen genommen ist die Retina ein Organ, deren Struktur eine merkwürdige Uebereinstimmung bei allen Vertebraten aufweist. Es hat nicht den Anschein, als ob der Aufbau der Retina, wenn man in der Thierreihe der Vertebraten nach oben geht, vollkommener würde. Es kommen in ihrem Bau nur einige Modifikationen vor, die sich hauptsächlich auf die Stäbchen und Zapfen beziehen und der Eigenartigkeit des Gesichtssinnes eines jeden Thieres entsprechen. Es herrscht ferner eine grössere Uebereinstimmung in dem Bau der Retina der Säugethiere und der Knochenfische, als in dem der Säugethiere und der Vögel oder der Reptilien.

25. Die Fovea centralis unterscheidet sich von anderen Theilen der Retina hauptsächlich dadurch, dass auf gleichem Raum hier eine grössere Anzahl Zapfen vorhanden ist; die Zapfen in der Fovea sind viel zarter und ihre Basilaranschwellung setzt sich ausschliesslich mit dem Büschel einer bipolaren Zelle in Kontakt.

Aus dem Umstand, dass für die beiden nervösen Kontaktoberflächen in der inneren plexiformen Schicht, den unteren Büscheln der Bipolaren einerseits und den oberen Büscheln der Ganglienzellen andererseits, der Raum in der Fovea zu klein ist und dass die Zapfen in der Fovea in grösserer Anzahl vorhanden sind als anderswo in der Retina, erklären sich die Strukturveränderungen in dem perifovealen Theil der Retina: die Schrägheit der Zapfenfasern und der Fortsätze der Bipolaren, die beträchtliche Dicke der inneren und äusseren Körnerschicht etc.

TAFEL-ERKLÄRUNGEN.



Die meisten Figuren sind mit Abbe'schem Zeichenapparat und mit Objektiv C von Zeiss gezeichnet worden. Auf den grossen Figuren finden sich Zellen, welche auf verschiedenen Schnitten ein und desselben Thieres gesehen wurden, wie in einer Ebene liegend dargestellt.

Tafel I.

Fig. 1. Vertikaler Schnitt durch die Retina des Barsches, Box salpa.

A Sehzellenschicht; *B* Membrana limitans externa; *C* Schicht der Körner der Sehzellen; *D* äussere plexiforme Schicht; *E* innere Körnerschicht; *F* innere plexiforme Schicht; *G* Schicht der Ganglienzellen; *H* Optikusfaserschicht.

a Zapfen; *b* Innenglied der Stäbchen; *c* Endkügelchen einer Stäbchenfaser; *d* dicke bipolare Zelle, für die Stäbchen bestimmt; *e* dünne bipolare Zelle, für die Zapfen bestimmt; *f* Fuss einer für die Stäbchen bestimmten bipolaren Zelle; *j* aufsteigender Büschel einer solchen Zelle; *g* Untere Verästelung einer kleinen bipolaren Zelle.

Fig. 2. Vertikaler Schnitt durch die Retina von Cyprinus carpio. — Nach der Methode der doppelten Imprägnation.

a äussere horizontale Zellen; *b* mittlere horizontale Zellen; *c* Horizontaler Achsencylinder dieser Zellen; *d* Unteres Kügelchen einer Stäbchenfaser; *e* äussere oder spindelförmige horizontale Zellen; *f* und *g* andere Zellen derselben Art; *h* feine Faser, welche als Nervenfortsatz imponirt und mit einem dicken Zellfortsatz einer spindelförmigen Zelle kontenuirlich verbunden ist.

A Amakrine Zelle mit multiplen Fädchen, welche sich in den zwei ersten Unterschichten der inneren plexiformen Schicht ausbreiten; *B* Spongioblaste oder amakrine Zelle, welche Zweige für die fünfte Unterschicht entsenden; *C* Voluminöse amakrine Zelle, welche ihre Zweige zur ersten und vierten Unterschicht sendet; *D* Amakrine Zelle, welche in der plexiformen Schicht gelegen ist und deren Verästelungen sich in der dritten und fünften Unterschicht ausbreiten; *E* schräge Ganglienzellen.

Fig. 3. Eine amakrine Zelle des Barsches, Box salpa; Flächenansicht; man sieht die strahlenförmigen Fibrillen, welche wie Achsencylinder aussehen und welche in horizontaler Richtung im Niveau einer der Unterschichten der inneren plexiformen Schicht sich ausbreiten.

Fig. 4. Sternförmige Zellen aus der inneren Körnerschicht Box salpa.

A Aeussere plexiforme Schicht; *B* innere plexiforme Schicht; *a*, *b*, *d* Zellkörper; *e* absteigende Fortsätze; *f* Fibrillen, welche wie Nervenfortsätze aussehen und welche sich in der äusseren plexiformen Schicht verzweigen; *g* aufsteigende Nervenfasern von unbekanntem Ursprung; *h* untere Endigung der längsten absteigenden Fortsätze.

Fig. 5. Amakrine Zellen oder Spongioblasten aus der Retina von Cyprinus carpio.

A und *B* amakrine Zellen der ersten Unterschicht; *C* und *J* amakrine Zellen der zweiten Unterschicht; *D* und *E* amakrine Zellen für die dritte Unterschicht bestimmt; *H*, *F*, *O*, amakrine Zellen zur vierten Unterschicht; *J* und *G* amakrine Zellen zur fünften Unterschicht; *M* und *L*, diffus sich verzweigende amakrine Zellen mit absteigendem Büschel, deren Aeste sich besonders in der fünften Unterschicht ansammeln; *N*, diffusse amakrine Zelle, deren schräger Büschel sich hauptsächlich in der vierten und fünften Unterschicht ausbreitet.

Fig. 6. Ganglienzellen aus der Retina von Cyprinus carpio.

A Diffuse Ganglienzelle; *B* Ganglienzelle sich in der vierten Unterschicht ausbreitend; *C*, *D* und F einschichtig sich ausbreitende Ganglienzellen für die vierte Unterschicht; *H* und *J* einschichtige Ganglienzellen für die dritte Unterschicht; *I* und *L* solche Zellen für die zweite Unterschicht; *M* riesige Ganglienzelle für die erste Unterschicht; *E* zweischichtig sich verästelnde Ganglienzelle; *a* Spongioblaste, welche Seitenzweige zur ersten Unterschicht und ihre Endzweige zur fünften Unterschicht entsendet.

Tafel II.

Zellen aus der Retina des Frosches; nach dem Verfahren der „doppelten Imprägnation“ durch Chromsilber gefärbt.

Fig. 1. *a* bipolare Zellen, deren absteigender Fortsatsatz drei übereinanderliegende Verzweigungen bildet; *b* versprengte (deplacirte) bipolare Zelle; *c* bipolare Zelle mit einer unteren Verästelung, welche sich in der fünften Unterschicht ausbreitet (*g*); *f* bipolare Zellen mit grossem oberem Büschel; *e* bürstenförmige horizontale Zelle; *d* bipolare Zelle, welche in der ersten und zweiten Unterschicht nach unten gerichtete Verzweigungen bildet.

Fig. 2. *a* Zapfenkorn; *b* Korn eines gewöhnlichen Stäbchens; *c* Korn eines schrägen Stäbchens; c_2 Korn eines schrägen Stäbchens, dessen absteigende Faser punktförmig endigt, ohne Endanschwellung; *d* sehr lange, von einem schrägen Stäbchen herrührende Faser; *f* versprengte bipolare Zelle; *g* Landolt'sche Keule; *h* grosse oder äussere bipolare Zelle; *i* bipolare Zelle mit drei unteren Verzweignngen; *j* grosse bipolare Zelle; *r* Diffus sich verzweigende Spongioblaste; *s* nervöse Spongioblaste Dogiel's.

Fig. 3. *a* Korn eines sehr dicken Zapfens; *b* Stäbchenkorn; *c* Korn eines keulenförmigen Stäbchens; *d* Zwillingszapfen; *e* kleine horizontale Zelle; *f* Faser, welche das Aussehen eines Achsencylinders hat; *g* grosse horizontale Zelle mit fingerförmigen Zweigen; *h*, *i* aufsteigende Fibrillen, welche sich in der äusseren plexiformen Schicht verzweigen; *j* dicke oder äussere bipolare Zelle; *A* amakrine Zelle, welche ihre Aeste in der ersten Unterschicht ausbreitet; *B* nervöse Spongioblaste; *C*, *E* strahlenförmige amakrine Zellen für die zweite Unterschicht; *D* amakrine Zelle mit geschlängeltem Büschel für die zweite

Unterschicht; *F*, *H* amakrine Zellen für die dritte Unterschicht; *L*, *N* amakrine Zellen für die vierte Unterschicht; *M* amakrine Zelle für die fünfte Unterschicht; *O*, *J* diffuse amakrine Zellen; *G* sich in zwei Schichten verzweigende (zweischichtige) amakrine Zelle.

Fig. 4. *a* vielschichtig sich verästelnde Ganglienzelle; *b* und *f* Ganglienzellen, welche sich in der zweiten Unterschicht verästeln; *d* Ganglienzelle für die erste Untenschicht bestimmt; *c* Ganglienzelle mit granulösem Büschel für die vierte Unterschicht; *e* Ganglienzelle mit diffus sich verbreitenden, sehr zarten Aesten; *g* strahlenförmige Fibrillen, in zwei Schichten sich ausbreitend, vielleicht von einer Ganglienzelle herrührend; *h* absteigende, fibrilläre, strahlenförmige Zersplitterung eines Protoplasmastammes, welcher wahrscheinlich von einer strahlenförmigen amakrinen Zelle herrührt.

Fig. 5. *a* Innenglied eines gewöhnlichen Stäbchens; *b* Aussenglied mit schwarzer Querstreifung; *d* keulenförmiges Stäbchen mit fadenförmigem Fussende; *e* keulenförmiges Stäbchen mit konischem, dickerem Fuss, dessen Kern (*b*) unterhalb der M. limitans externa liegt; *i* Zapfenkorn.

Fig. 6, Ganglienzellen: *a* riesige Zelle, welche sich in der zweiten Unterschicht verzweigt; *b* Ganglienzelle mit diffus sich verzweigendem Büschel; *c* riesige Ganglienzelle, welche sich in zwei Schichten (zweiter und vierter Unterschicht) verbreitet; *d* dreischichtig sich verästelnde Ganglienzelle; *f*, *g* mittlere und kleinere, zweischichtig sich verästelnde Ganglienzellen; *e* Ganglienzelle mit granulösem Büschel für die vierte Unterschicht; *h*, *k* Nervenfasern, welche in die innere plexiforme Schicht einzudringen scheinen.

Tafel III.

Alle Figuren auf Tafel III stellen Zellen aus der Retina der grünen Eidechse Lacerta viridis dar.

Fig. 1. Querschnitt durch eine mit der Golgi'schen Methode (doppelte Imprägnation) behandelte Retina: *a* Zapfenkorn, welches nahe an der Membr. limitans externa gelegen ist; *b* in die Länge gezogenes Korn, welches in der mittleren Zone der äusseren Körnerschicht gelegen ist; *c* schräge Faser eines Zapfens; *d* Zwillingszapfen; *e* Zapfenkorn mit heller Querstreifung; *p* äussere oder grosse bipolare Zelle; *o* innere oder kleine bipolare Zelle; *s* Landolt'sche Keule; *r* absteigender Fortsatz einer bipolaren Zelle mit seitlichen Nebenzweigen (kollateralen); *q* eine Endverzweigung, welche über den Ganglienzellen gelegen ist.

Fig. 2. Endanschwellungen absteigender Zapfenfasern, von ihrer unteren Fläche aus gesehen: *a* Basilare Fibrillen, welche mit einem sehr zarten Knötchen endigen.

Fig. 3. Transversalschnitt durch die Retina, mit Grenacher'schem Karmin gefärbt: *a* Zapfenschicht; *b* Körner der Zapfen; *c* Kerne von versprengten bipolaren Zellen; *d* Endanschwellungen der Zapfen; *e* pinselförmige horizontale Zelle; *f* riesige amakrine Zelle; *g*, *h*, *i*, *j* Schichten in der plexiformen Zone, welche gekörnter aussehen als die übrigen; die zweite (*g*) und dritte dieser Schichten sind mehr entwickelt als die anderen; *s*, *t* Kerne, welche wahrscheinlich zu versprengten amakrinen Zellen gehören.

Fig. 4. Innere plexiforme Schicht und amakrine Zellen: *a* sich nicht schichtenbildend ausbreitende amakrine Zelle; *b* strahlenförmige amakrine Zelle, welche sich in der dritten Unterschicht verästelt; *c* amakrine Zelle mit geschlängeltem Büschel für die fünfte Unterschicht; *e* riesige amakrine Zelle für die zweite Unterschicht mit der Eigenthümlichkeit, dass ihre Zweige zuerst dick sind, aber allmählich feiner werden und schliesslich wie Achsencylinder aussehen; *f* strahlenförmige amakrine Zelle für die erste Unterschicht; *g* strahlenförmige amakrine Zelle für die dritte Unterschicht; *k* amakrine Zelle mit strahlenförmigem Büschel zur vierten Unterschicht; *i* nicht schichtenbildende amakrine Zelle mit multiplen Fortsätzen; *j* versprengte Ganglienzelle, *m* feine, von einer riesigen amakrinen Zelle (*e*) herrührende Nervenfaser.

Fig. 5. *a* nicht schichtenbildende amakrine Zelle; *b*, *c* amakrine Zellen mit geschlängeltem Büschel für die zweite Unterschicht; *d* strahlenförmige amakrine Zelle für die fünfte Unterschicht; *e* nervöse Spongioblaste; *f* sehr voluminöse amakrine Zelle für die dritte Unterschicht; *g* amakrine Zelle, deren feine Zweige sich in der ersten und fünften Unterschicht auszubreiten scheinen; *h* strahlenförmige amakrine Zelle für die zweite Unterschicht; *A* und *B* zwei Ganglienzellen mit ausserordentlich feinem und und reich entwickeltem Büschel; *C* Ganglienzelle für die vierte Unterschicht; *D* Ganglienzelle, deren feine, aufsteigende Zweige sich zur ersten Unterschicht hin begeben.

Fig. 6. Ganglienzellen verschiedener Art: *A* riesige Ganglienzelle mit diffuser Verzweigung; *B* horizontale Ganglienzelle, deren Aeste sich meistens in der fünften Unterschicht verlieren; *C* sich vielschichtig verzweigende Ganglienzelle, welche Plexus in der zweiten, dritten und vierten Unterschicht bildet; *D* und *F* zwei Ganglienzellen mit granulösem Büschel in der vierten Unterschicht; *E* Ganglienzelle mit zartem Büschel, welcher die dritte, vierte und die obere Hälfte der fünften Unterschicht anfüllt; *G* Ganglienzelle, deren Zweige zur ersten Unterschicht hinziehen; *H* eine andere Ganglienzelle, ähnlich wie die in *C* abgebildete, aber von kleinerem Umfang.

Fig. 7. *f*, *h*, *i*, *g* verschiedene Arten versprengter bipolarer Zellen; *j* bürstenförmige horizontale Zelle mit einem feinen Achsencylinder; *m* sternförmige horizontale Zelle mit einem Achsencylinder *K* (mit Methylenblau gefärbt); *n* mitralisförmige Spongioblaste von grosser Figur (mit Methylenblau gefärbt); *t*, *t* Seitenfibrillen einer Sehnervenfaser aus der Retina eines Embryos von Lacerta agilis.

Tafel IV.

Fig. 1. Strahlenförmige amakrine Zelle aus der Retina der Eidechse, gesehen auf einem Horizontalschnitt durch die innere plexiforme Schicht: *a* euterförmiger Zellkörper; *b* granulirtes Ende eines strahlenförmigen Zweiges.

Fig. 2. Riesige amakrine Zelle aus der Retina der Eidechse, auf einem Horizontalschnitt: *a* Zellkörper; *b* feine Zweige, welche Achsencylindern ähnlich sehen; die Zelle gehört zu derselben Art, wie die auf Taf. III, Fig. 4 *e* abgebildete und beschriebene.

Fig. 3. Ganglienzelle aus der Retina der Eidechse, en face gesehen auf einem Horizontalschnitt durch die Retina: *a* Zellkörper; *b* variköse, frei endigende Zweige; *c* Achsencylinder, welcher sich in eine Faser der Sehnervenfaserschicht fortsetzt.

Fig. 4. Basilarfädchen, welche von den Endanschwellungen der Körner der Sehzellen ausgehen; aus einem Horizontalschnitt durch die Retina des Hühnchens: *a* untere Ansicht einer Zapfenendanschwellung; *b* untere Ansicht einer Stäbchenendanschwellung.

Fig. 5. Bürstenförmige horizontale Zelle aus der Retina des Huhns, auf einem Horizontalschnitt gesehen: *a* Zellkörper mit Protoplasmafortsätzen; *b* horizontal verlaufender Achsencylinder; *c* Endverzweigung.

Fig. 6. Sehzellen und horizontale Zellen aus der Retina des Truthuhns: *a* Zapfen mit einer absteigenden, sehr langen und schräg verlaufenden Faser; *e* seitliche Nebenzweige dieser Faser; *b* gerader Zapfen; *c* Stäbchen; *d* Zwillingszapfen; *f*, *g* in der Fläche sich verzweigende horizontale Zellen; *h* bürstenförmige horizontale Zellen; *j* Endverzweigung eines Achsencylinders.

Fig. 7. In der Fläche sich verzweigende horizontale Zellen aus der Retina des Hühnchens, auf Horizontalschnitten gesehen: *a* Zellen; *b* Achsencylinder.

Fig. 8. Nervenzellen aus der Retina des Huhns: *a* Stäbchen; *b* gerade Zapfen; *c* schräge Zapfen; *d* ein Zapfen, dessen Endanschwellung unterhalb der plexiformen Schicht liegt; *e*, *f* Zwillingszapfen; *h* Zapfen mit Basilarfädchen, welche in Bündeln geordnet nach unten ziehen; *i* pinselförmige horizontale Zellen; *j* sich in der Fläche ausbreitende horizontale Zellen; *g* Endanschwellung eines Achsencylinders, welcher von einer bürstenförmigen, horizontalen Zelle herrührt; *k* eine andere, der vorigen ähnliche Endanschwellung; *o*, *p*, *q* dünne Bipolare; *l* Landolt'sche Keule; *n* dicke oder äussere bipolare Zelle; *s* Endanschwellungen bipolarer Zellen; *t* Endanschwellung, welche sich in zwei nahe übereinander liegenden Schichten ausbreitet; *A* kleine amakrine Zelle, für die erste Unterschicht bestimmt; *B* amakrine Zelle derselben Art von sehr reduzirtem Volumen; *C* eine andere, voluminösere amakrine Zelle; *D*, *F* amakrine Zellen mit dichtem Büschel, der sich in der zweiten Unterschicht ausbreitet; *E* strahlenförmige amakrine Zellen für die zweite Unterschicht; *J*, *K* amakrine Zellen mit gewundenem Büschel, zur dritten Unterschicht hinziehend; *M* riesige amakrine Zelle für die dritte Unterschicht; *N*, *H* amakrine Zellen für die vierte Unterschicht; *I* strahlenförmige amakrine Zelle für die fünfte Unterschicht; *G*, *L* nicht schichtenbildende Amakrine. Die seitlich befindlichen Zahlen zeigen die Unterschichten der inneren plexiformen Schicht an.

Fig. 9. Sehzellen aus der Retina des Grünfinken: *a* Stäbchen; *b* Zapfen, deren Endanschwellung in der äusseren Hälfte der plexiformen Schicht liegt; *c* Zapfen, deren Anschwellung in einer tieferen Lage sich befindet; *d* schräger Zapfen, fibrilläre Büschel der Stäbchen.

Fig. 10. Sehzellen und bipolare Zellen aus der Retina des Grünfinken: *a* Stäbchen; *b* Zapfen, deren Endanschwellung den oberen Büschel einer bipolaren Zelle berührt; *d* bipolare Zelle mit in der Fläche sich ausbreitendem Büschel; *c* bipolare Zelle mit grösserem Büschel, deren Fasern bis zur Höhe der Anschwellungen der Stäbchen aufsteigen.

Tafel V.

Alle Figuren stellen Zellen aus der Retina der Säugethiere dar mit Ausnahme von Figur 1, welche nervöse Zellen aus der Retina des Huhnes zeigt.

Fig. 1. *A* Ganglienzelle, welche sich in der ersten Unterschicht ausbreitet; *B* Ganglienzelle für die zweite Unterschicht; *C* kleine Ganglienzelle mit granulirtem Büschel, für die vierte Unterschicht; *D* multipolare Zelle für die zweite Unterschicht; *E* eine Zelle, welche zwei horizontale Plexus bildet, den ersten unterhalb der vierten, den zweiten in der dritten Unterschicht gelegen; *F* kleine Zelle mit zwei feinen Plexus, den ersten in der zweiten, den zweiten in der vierten Unterschicht; *G* riesige Zelle, welche drei Plexus, in der zweiten, dritten und vierten Unterschicht gelegen, bildet; *J* Zelle mit einem äusserst feinen Plexus in der dritten Unterschicht; *K* Zelle, welche sich in der vierten Unterschicht verästelt und deren Aestchen sich mit den Endzweigen einer zur selben Schicht hinziehenden amakrinen Zelle verschnüren; *a* centrifugale Fasern; *b* eine andere centrifugale Faser, deren Endstück in horizontaler Richtung über der inneren plexiformen Schicht hinzieht.

Fig. 2. Ein Schnitt durch die Retina eines ausgewachsenen Hundes: *a* Zapfenfaser; *b* Korn und Faser eines Stäbchens; *c* bipolare Zelle mit aufsteigendem Büschel, zu den Stäbchen gehörig; *e* bipolare Zelle mit flach ausgebreitetem Büschel, zu den Zapfen gehörig; *f* riesige bipolare Zelle mit flach ausgebreitetem Büschel; *h* diffuse amakrine Zelle, deren variköse Zweige meistentheils direkt auf den Ganglienzellen liegen; *i* aufsteigende Nervenfasern; *j* centrifugale Fasern; *g* und *g'* besondere Zellen, welche sich sehr selten imprägniren; *n* Ganglienzelle, welche den Endbüschel einer für die Stäbchen bestimmten bipolaren Zelle in sich aufnimmt; *m* Nervenfaser, welche sich in der inneren plexiformen Schicht verliert; *p* Nervenfaser der Optikusfaserschicht.

Fig. 3. Horizontale Zellen aus der Retina des Hundes: *A* äussere horizontale Zelle; *B* innere horizontale Zelle mittlerer Grösse ohne absteigende protoplasmatische Fortsätze: *C* innere horizontale Zelle von kleinerer Dimension: *a* horizontal verlaufender Achsencylinder.

Fig. 4. Nervenzellen aus der Retina des Ochsen: *a* bipolare Zelle mit aufsteigendem Büschel; *b* bipolare Zelle mit oberem, flach ausgebreitetem Büschel für die Zapfen; *c*, *d*, *e* bipolare Zellen derselben Art, deren oberer Büschel jedoch in mehr nach aussen liegenden Schichten sich verbreitet; *g* bipolare Zelle mit flach ausgebreitetem Büschel von enormer Ausdehnung; *f* eine andere bipolare Zelle mit riesigem oberen Büschel, deren aus dem absteigenden Fortsatz sich entwickelnde Verästelung sich durch Unregelmässigkeit auszeichnet; *h* eiförmige Zellen, ausserhalb der äusseren plexiformen Schicht gelegen; *i* amakrine Zelle, welche in der inneren plexiformen Schicht im Niveau der zweiten Unterschicht sich befindet; *j* amakrine Zelle aus der dritten Unterschicht; *m* eine andere amakrine Zelle, deren Zweige sich in der dritten und vierten Unterschicht zu verlieren scheinen.

Fig. 5. Horizontal verlaufender Achsencylinder aus der äusseren plexiformen Schicht: *a* Endbäumchen, von der Seite gesehen; *b* Nervenfaser.

Fig. 6. Endverzweigung derselben Art.

Fig. 7. Nervöse Elemente aus der Retina des Ochsen nach Anwendung der „doppelten Imprägnation mit Chromsilber": *A* halbmondförmige amakrine Zelle, deren enorm lange Aeste in der ersten Unterschicht sich ausbreiten; *B* grosse amakrine Zelle mit dicken Zweigen in der zweiten Unterschicht; *F* kleinere amakrine Zelle, zur zweiten Unterschicht ziehend; *D* amakrine Zelle mit strahlenförmigem Büschel für die dritte Unterschicht; *G*, *H* amakrine Zellen für die vierte Unterschicht; *E* grosse amakrine Zelle für die fünfte Unterschicht; *C* besondere Art amakriner Zellen mit sehr dünnen Aestchen, die sich mit Vorliebe in der ersten und in der fünften Unterschicht ausbreiten; *a* kleine Ganglienzelle für die vierte Unterschicht; *b* Ganglienzelle, deren Zweige drei übereinander gelegene Plexus bilden; *c* Ganglienzelle von kleiner Ausdehnung, deren Zweige sich in der ersten Unterschicht verästeln; *d* Ganglienzelle mittlerer Grösse, mit Aesten in der vierten Unterschicht; *f* Ganglienzelle, welche den vielschichtig verästelten Zellen (in drei Unterschichten) bei den Reptilien und den Vögeln ähnlich ist; ihre Zweige bilden zwei Plexus, einen in der vierten und einen in der zweiten Unterschicht; *e* riesige Ganglienzelle für die dritte Unterschicht.

Fig. 8. Amakrine Zellen und Ganglienzellen aus der Retina des Hundes: *A* strahlenförmige amakrine Zelle für die erste und einen Theil der zweiten Unterschicht; *B* riesige amakrine Zelle für die dritte Unterschicht; *G* und *C* strahlenförmige amakrine Zelle für die zweite Unterschicht; *F* kleine amakrine Zelle für die dritte Unterschicht; *E* amakrine Zelle für die vierte Unterschicht; *D* nicht schichtenbildende amakrine Zelle; *a* Ganglienzelle, deren oberer Büschel sich in der zweiten Unterschicht ausbreitet; *b* riesige Ganglienzelle für die zweite Unterschicht; *d* Ganglienzelle für die fünfte Unterschicht; *e* kleine Ganglienzelle, deren Büschel sich zur vierten Unterschicht begiebt; *f* Ganglienzelle mittlerer Grösse, sich in der ersten und in einem Theil der zweiten Unterschicht verästelnd; *g* Ganglienzelle, welche sich in der dritten und einem Theil der vierten Unterschicht verzweigt; *i* zweischichtig verästelte Zelle (C. bistratifiée).

Fig. 9. Ganglienzelle aus der Retina des Hundes: *a* riesige Ganglienzelle, welche ihren Büschel in der ersten und einem Theil der zweiten Unterschicht ausbreitet; *b* Ganglienzelle von kleiner Dimension, deren multiple Fortsätze sich in der fünften Unterschicht verlieren; *c* riesige Zelle, deren Büschel sich hauptsächlich in der zweiten Unterschicht ausbreiten; *d*, *g* kleine Ganglienzellen mit Büscheln in der fünften Unterschicht; *f* Ganglienzelle von mittlerer Grösse für die erste Unterschicht; *h* Ganglienzelle für die zweite und einen Theil der ersten Unterschicht; *i* nicht schichtenbildende Ganglienzelle: *A*, *B*, *C* Spongioblasten.

Tafel VI.

Fig. 1. Epitheliale Zellen (oder Müller'sche Stützfasern) aus der Retina des Frosches: *a* äussere Körnerschicht; *b* äussere plexiforme Schicht; *c* innere Körnerschicht; *e* innere plexiforme Schicht; *d* Schicht der Spongioblasten; *f* Ganglienzellenschicht; *g* Basalschicht oder Membr. limitans interna.

Fig. 2. Epitheliale (Müller'sche Zellen) aus der Retina von Cyprinus carpio.

Fig. 3. Epitheliale Zellen aus der Retina der Eidechse.

Fig. 4. Epitheliale Zellen aus der Retina des Huhns.

Fig. 5. Epitheliale Zellen aus der Retina des Ochsen und zwar aus den peripheren Partieen der Netzhaut: *a* absteigende seitliche Ausbreitungen.

Fig. 6. Epitheliale Zellen aus der Retina des Ochsen und zwar aus dem der Papilla nervi optici benachbarten Theil der Netzhaut.

Fig. 7. Horizontal verlaufender Achsencylinder aus der plexiformen Schicht des Ochsen: *a* Stamm; *b* variköse Endverzweigung von grosser Ausdehnung.

Fig. 8. Endverzweigung einer horizontal verlaufenden Faser aus der äusseren plexiformen Schicht des Hundes.

Fig. 9. Endverzweigung derselben Art aus der Retina eines jungen Kaninchens.

Fig. 10. Endverzweigung eines sehr dicken Achsencylinders aus der Retina des Ochsen; auf einem dicken transversalen Schnitt durch die Retina, im Profil gesehen.

Fig. 11. Aeussere horizontale Zelle aus der Retina des Ochsen auf einem Horizontalschnitt durch die Retina gesehen: *a* Nervenfaser, *b* Protoplasmazweige.

Fig. 12. Ein senkrechter Schnitt durch die Retina des Ochsen: *a* innere horizontale Zelle mit einem absteigenden Fortsatz; *b* eine andere Zelle derselben Art ohne unteren Fortsatz; *c* Mitralisförmige amakrine Zelle mit zwei Aesten, welche nach entgegengesetzten Seiten fortziehen; *d* grosse amakrine Zelle für die vierte Unterschicht; *e* kleine Ganglienzelle, die sich in der zweiten Unterschicht verzweigt; *f*, *g*, h, *i*, *j* verschiedene Typen von Neurogliazellen; *k* interstitielle amakrine Zelle, die sich mit Vorzug in zwei Unterschichten verästelt.

Fig. 13. Innere horizontale Zelle ohne absteigenden Fortsatz, auf einem Horizontalschnitt durch die Retina des Ochsen gesehen: *a* horizontal verlaufender Achsencylinder; *b* fingerförmig verzweigte Protoplasmaäste.

Fig. 14. Innere horizontale Zelle mit einem sehr starken absteigenden Fortsatz: *a* Nervenfortsatz (?).

Fig. 15. Senkrechter Schnitt durch die Retina des Cameleons im Niveau der Fovea centralis: *a* dünne Zapfen; *b* dickere Zapfen; *c* Zapfenkörner; *e* kleiner oberer Büschel einer bipolaren Zelle; *f* amakrine Zellen; *g* seitliche Ausbreitung einer epithelialen (Müller'schen) Zelle.

Fig. 16. Senkrechter Schnitt durch die Retina des Grünfinks im Niveau der Fovea centralis: *a* dünne Zapfen; *b* dickere Zapfen; *c* Zapfenkörner; *d* schräge Zapfenfasern; *e* Knötchenbildung der Zapfenfaser; *f* Endanschwellung derselben Faser; *g* kleiner Büschel einer bipolaren Zelle; *i* schichtenbildende amakrine Zelle; *j* Ganglienzellen für die vierte Unterschicht; *l* Ganglienzelle für die zweite Unterschicht.

Tafel VII.

Fig. 1. Schnitt durch die Retina eines Mäuseembryo's von 15 mm Länge: *a* Ganglienzelle (Neuroblaste nach His), die noch keine Protoplasmafortsätze besitzt; *b* eine schon etwas weiter entwickelte Zelle; *c* Ganglienzellen mit aufsteigenden und absteigenden Protoplasmafortsätzen; *d* epitheliale (Müller'sche) Zelle: *e* epitheliale Zelle, deren Korn nahe an der Membrana limitans externa gelegen ist und im Begriffe zu sein scheint, sich zu theilen; *f* keulenförmige Zelle (Körner der Stäbchen).

Fig. 2. Schnitt durch die Retina eines Hundeembryos von 9 cm Länge: *a* epitheliale Zellen; *b* bipolare Zellen; *g* Körner der Sehzellen; *e* Ganglienzellen; *f* absteigender Fortsatz einer Müller'schen Zelle, welcher sich gabelig theilt; *n* Neurogliazelle.

Fig. 3. Transversalschnitt durch die Retina eines Hühnchenembryo's vom 14. Tag: *a* epitheliale Zellen; *b* innere Fläche dieser Zellen, noch ohne aufsteigende Fädchen; *c* Korn eines Stäbchens; *d* innere Körner; *e* schräger Zapfen; *f* Landolt'sche Keule; *m* bipolare Zelle; *n* gerader Zapfen; *s* euterförmige amakrine Zelle; *u* riesige amakrine Zelle; *t* vielschichtig sich ausbreitende Zelle.

Fig. 4. Horizontaler Schnitt durch das Auge eines Mäuseembryos von 15 mm Länge: *A* Vorderes Epithel der Linse; *B* Prismen der Linse; *C* Retinafalte; *a* Schicht der Optikusfasern; *b* epitheliale Zellen; *c* Ganglienzelle.

Fig. 5. Innere horizontale Zellen aus der Retina des Ochsen: *A*, *B* spindelförmige Zellen; *B* sternförmige Zelle mit einem horizontalen, sehr langen Fortsatz, welcher sich in der inneren plexiformen Zone verzweigt (*a*).

Fig. 6. Aeussere horizontale Zellen mit absteigenden Fortsätzen (aus der Retina des Ochsen): *a* Zelle mit absteigenden Fortsätzen, welche sich stark verzweigen und deren Aestchen dann horizontal verlaufen; *b* kleinere Zelle der Art; *c* Zelle, deren Achsencylinder (*c*) sich über eine lange Strecke hin verfolgen liess.

Fig. 7. Aeussere horizontale Zelle aus der Retina des Ochsen, auf einem schräg gelegten Schnitt gesehen: *a* ein Achsencylinder, welcher kollaterale (seitliche) Aestchen absondert.

Fig. 8. Nervenzellen aus der Retina des Ochsen, mit Methylenblau gefärbt (nach der Ehrlich-Dogiel'schen Methode): a bipolare Zellen für die Zapfen; *b* riesige bipolare Zelle mit flach ausgebreitetem Büschel; *c* bipolare Zelle für die Zapfen; ihr Kern liegt nahe an der inneren plexiformen Schicht; *d* halbmondförmige Spongioblaste mit sehr feinen und langen Zweigen, welche sich besonders in der fünften Unterschicht verlieren; *f* diffuse amakrine Zellen, welche sich sehr oft mit Methylenblau färben; sie bilden bei *g*, d. h. in der fünften Unterschicht, einen sehr dichten granulirten Plexus; *e* euterförmige amakrine Zellen für die dritte Unterschicht; h amakrine Zelle zur ersten Unterschicht; *i* amakrine Zelle für die zweite Unterschicht; *j* dreieckige amakrine Zelle, in der vierten Unterschicht gelegen; *k* riesige Ganglienzelle, deren Körper mit Methylenblau sich sehr intensiv färbende Körnchen aufweist; *m* Ganglienzelle ohne solche Körnchen, welche zur dritten Unterschicht hinzuziehen scheint.

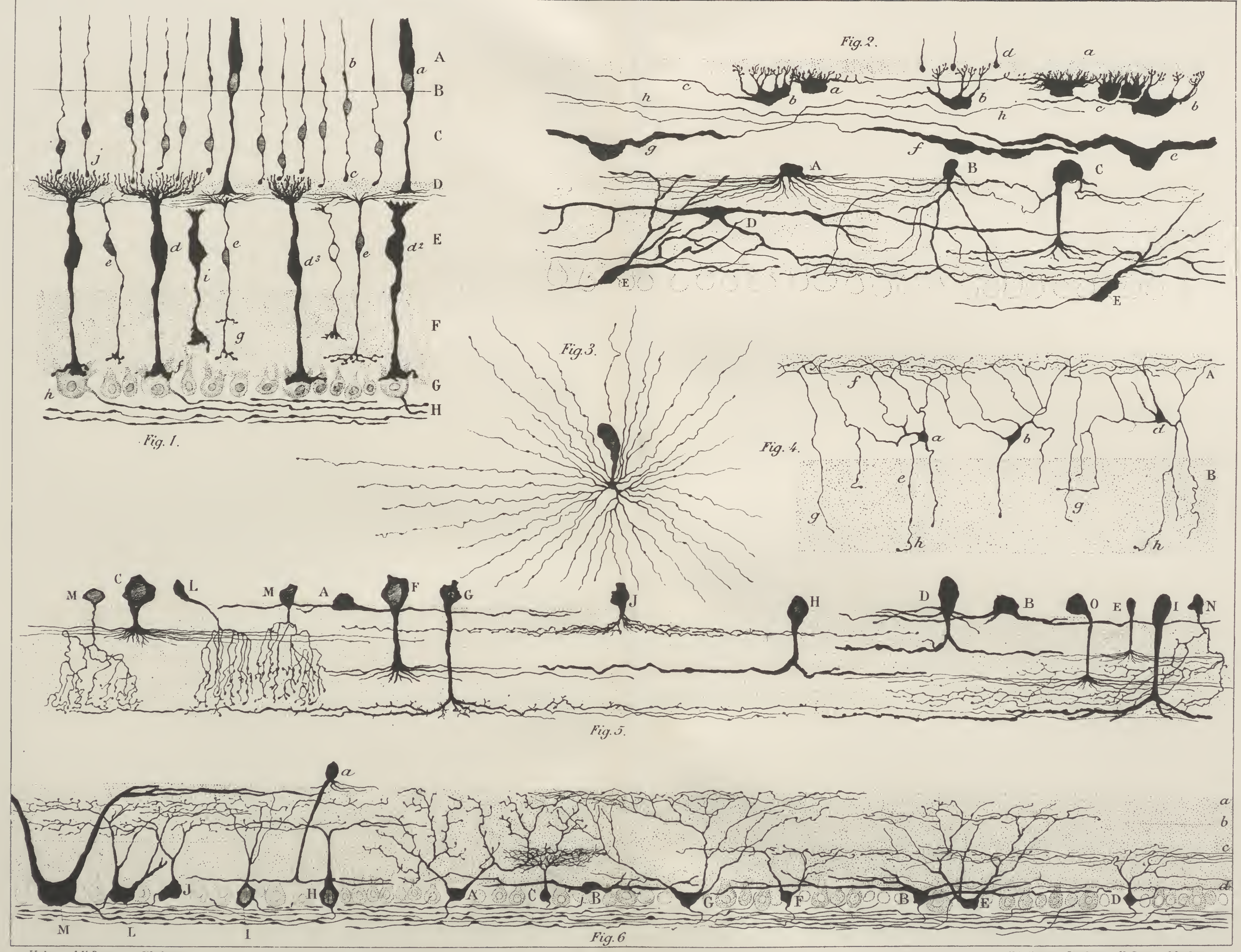
Fig. 9. Aeussere oder kleine horizontale Zellen aus der Retina des Ochsen, mit Methylenblau gefärbt: *a* Zellleib mit sehr intensiven blauen Flecken; *b* sehr feine und stark verzweigte Protoplasmafortsätze; *c* Achsencylinder, an welchem man keine kollateralen Aestchen wahrnimmt; *d* zerstreute Achsencylinder, welche sich manchmal verzweigen und wahrscheinlich von den dicken oder inneren horizontalen Zellen herrühren.

Fig. 10. Aeussere horizontale Zelle aus der Retina des Hammels, auf einem schräg gelegten Schnitt gesehen: *a* verzweigter Achsencylinder.

Fig. 11. Amakrine Zellen aus der Retina eines zwei Tage alten Kaninchens: *a* amakrine Zelle der ersten Unterschicht; *b* amakrine Zelle, welche (wahrscheinlich) für die dritte Unterschicht bestimmt ist.

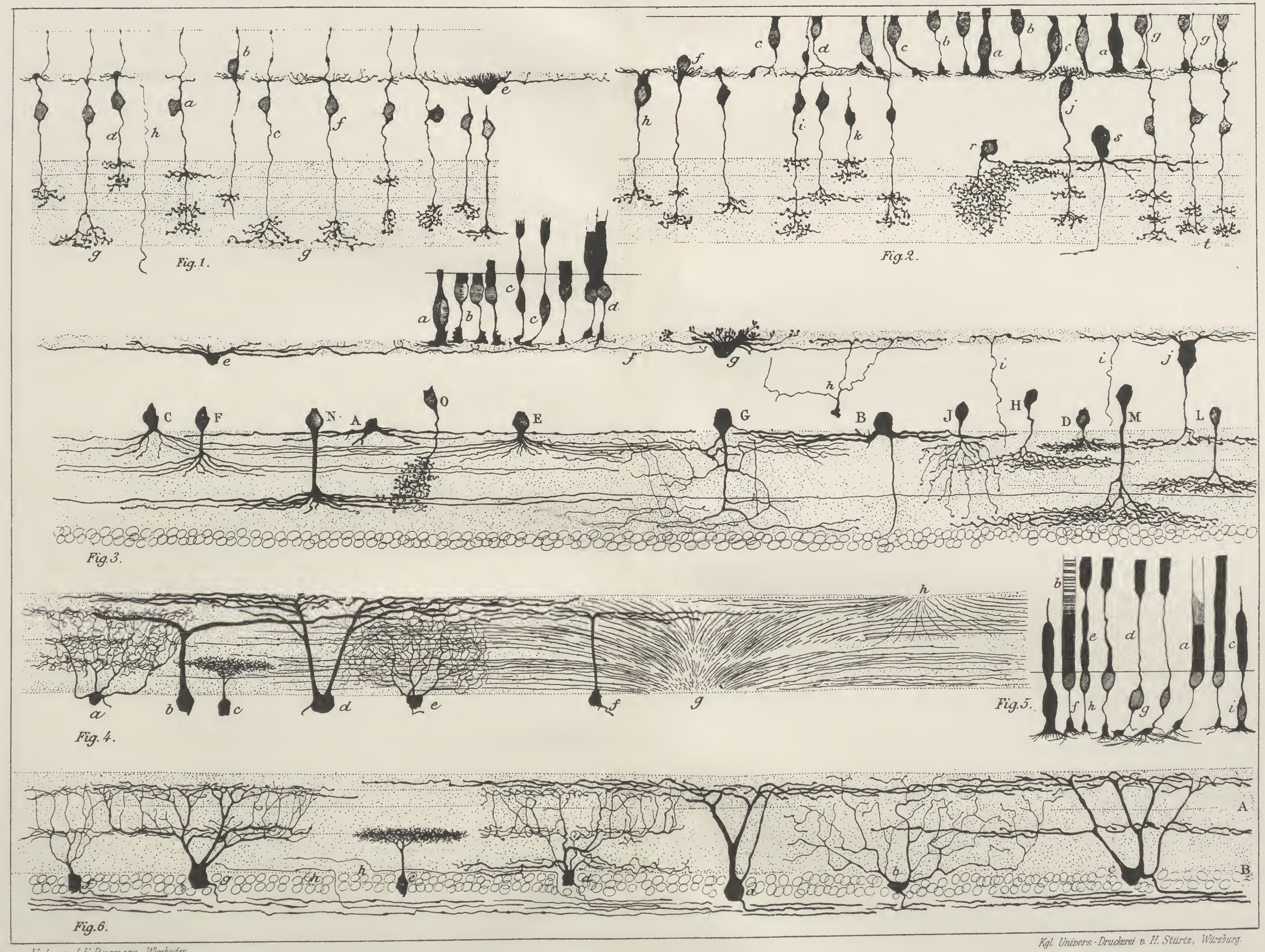
Fig. 12. Nervöse Zellen aus der Retina eines zwei Tage alten Kaninchens: *a* keulenförmige Zelle; *b* Stäbchen; *c* innere horizontale Zellen mit absteigenden Fortsätzen; *d* horizontale Zellen ohne Fortsätze.





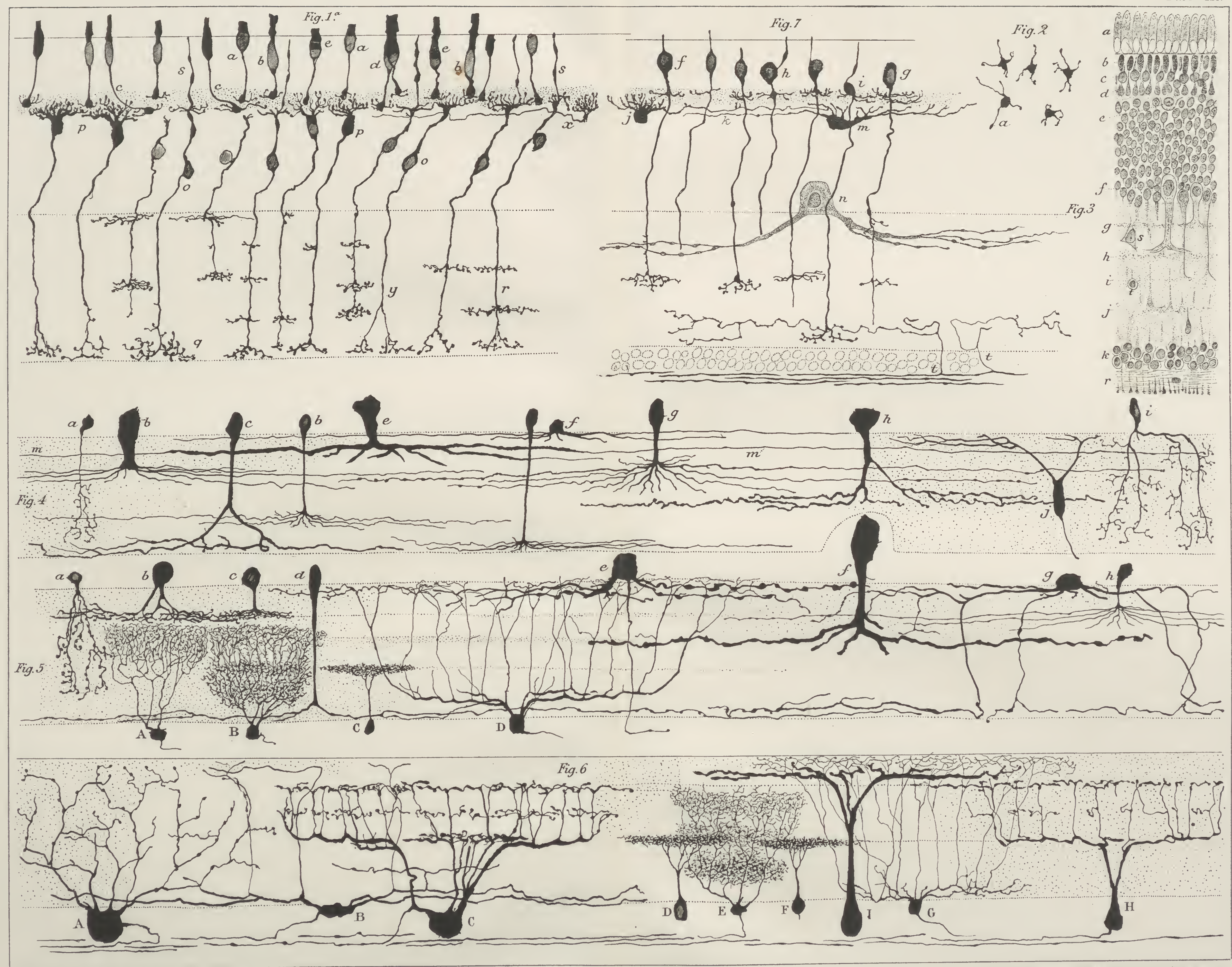
Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

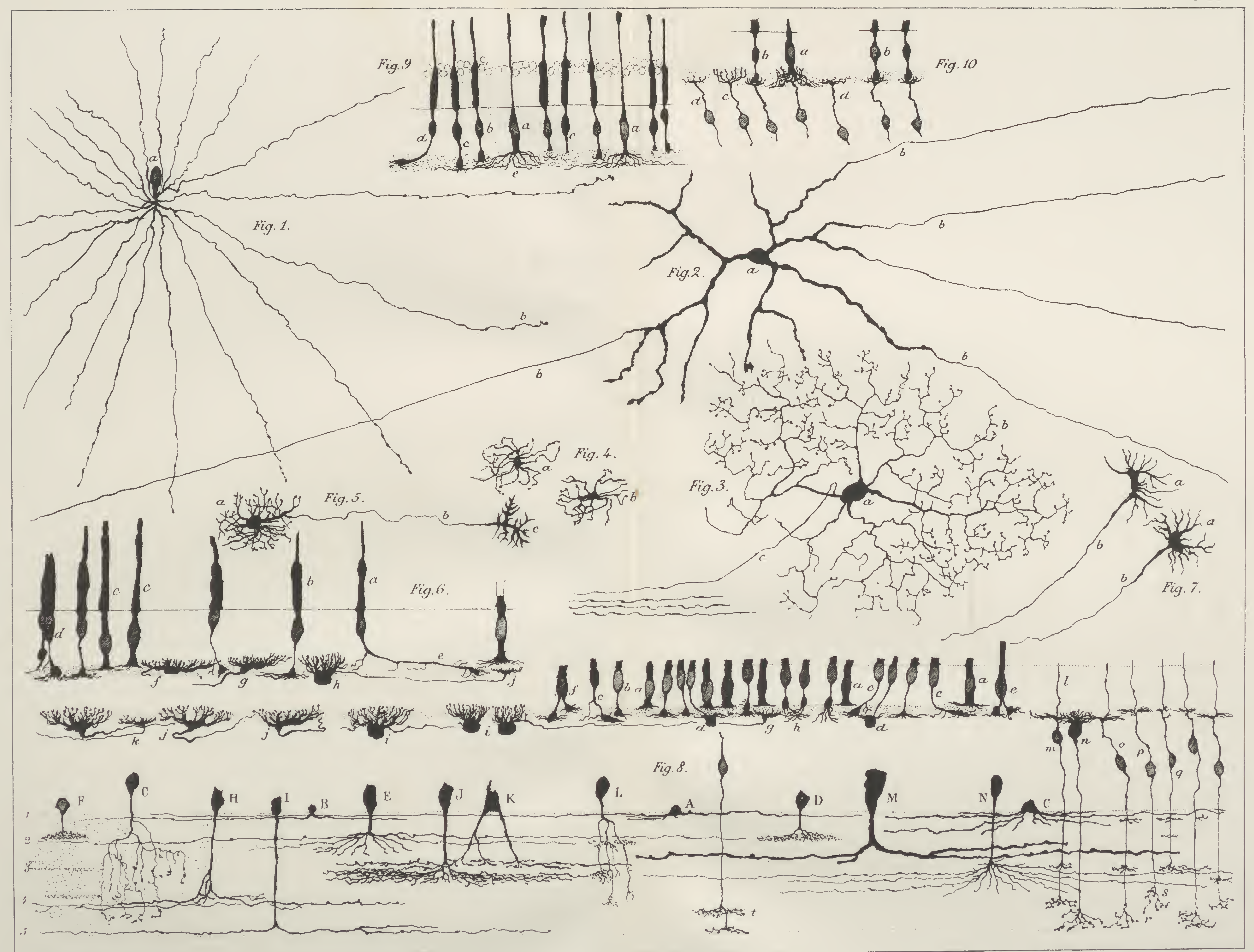


Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

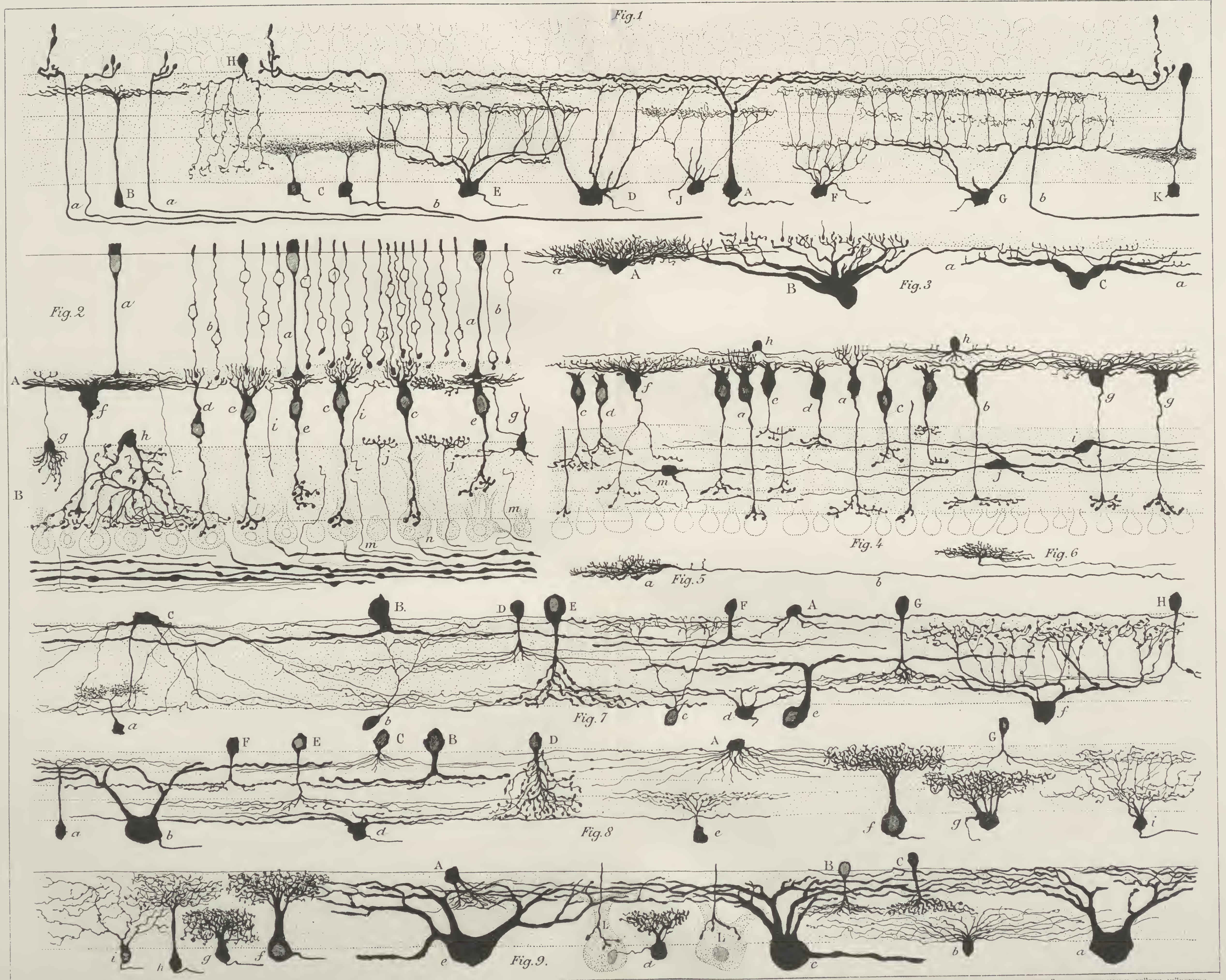
Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.



VERLAG VON J. F. BERGMANN, WIESBADEN.
KGL. UNIVERSITÄTSDRUCKEREI VON H. STÜRTZ, WÜRZBURG.

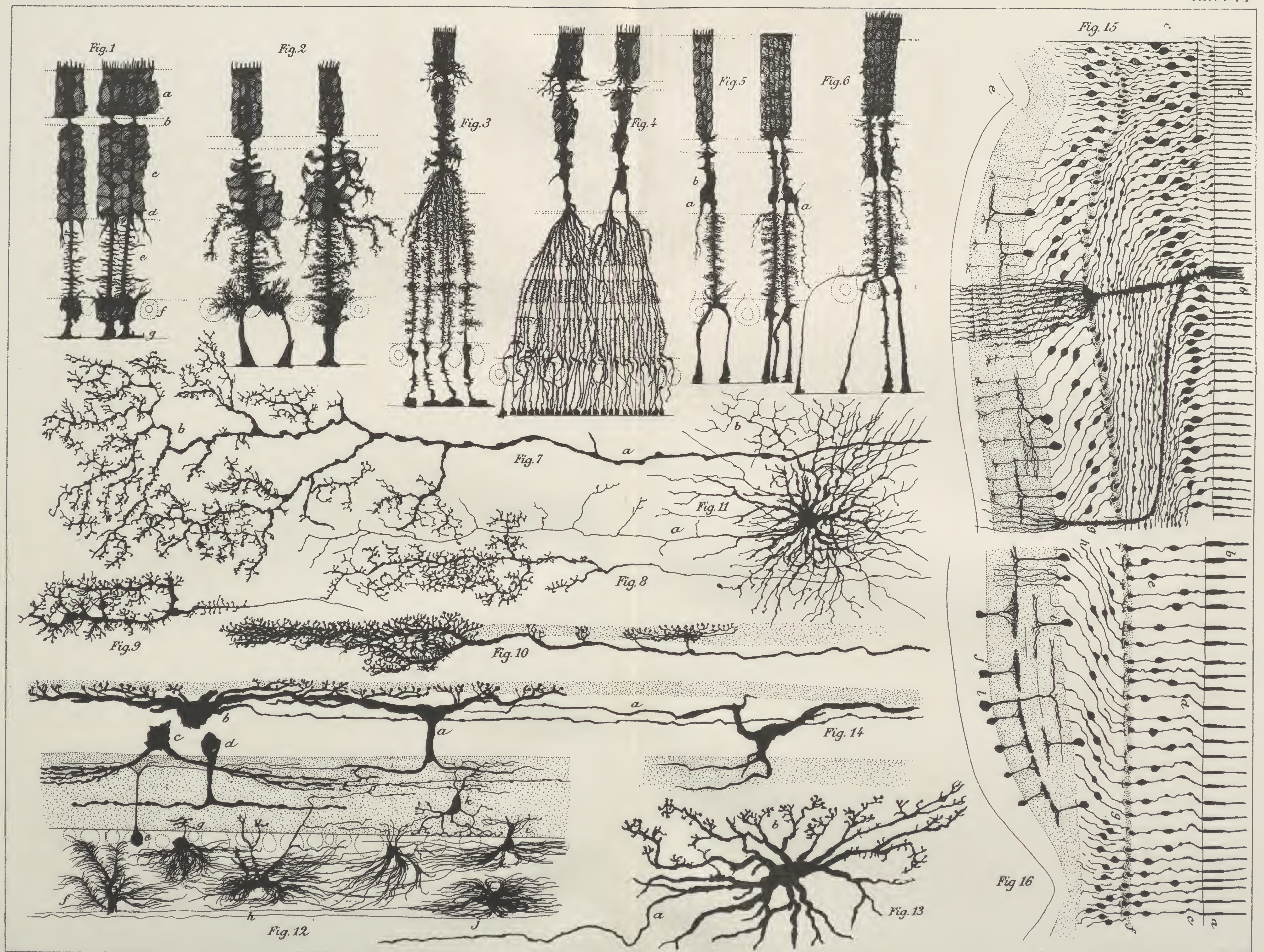


Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.
Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.



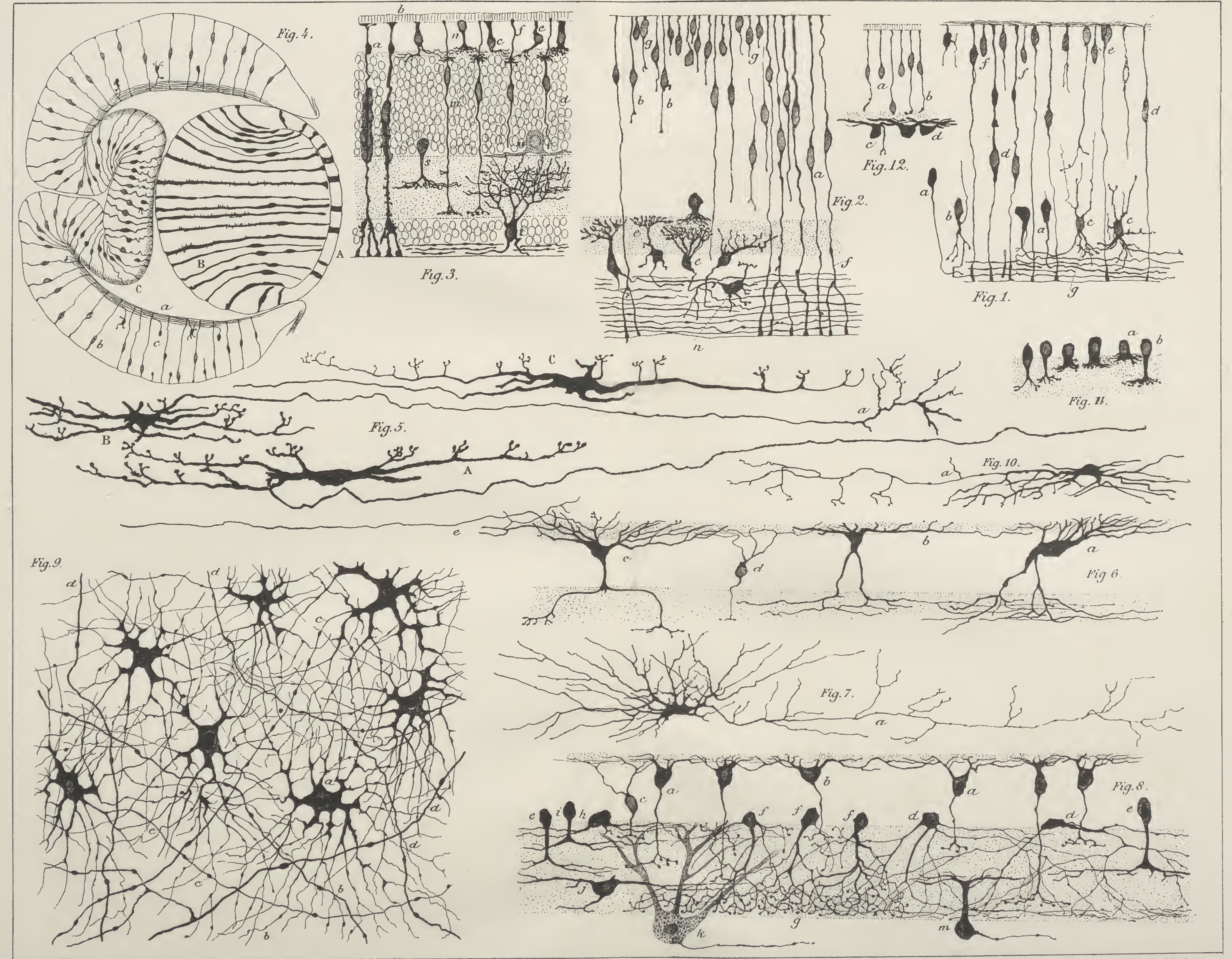
VERLAG VON J. F. BERGMANN, WIESBADEN.

KGL. UNIVERSITÄTSDRUCKEREI VON H. STÜRTZ, WÜRZBURG.



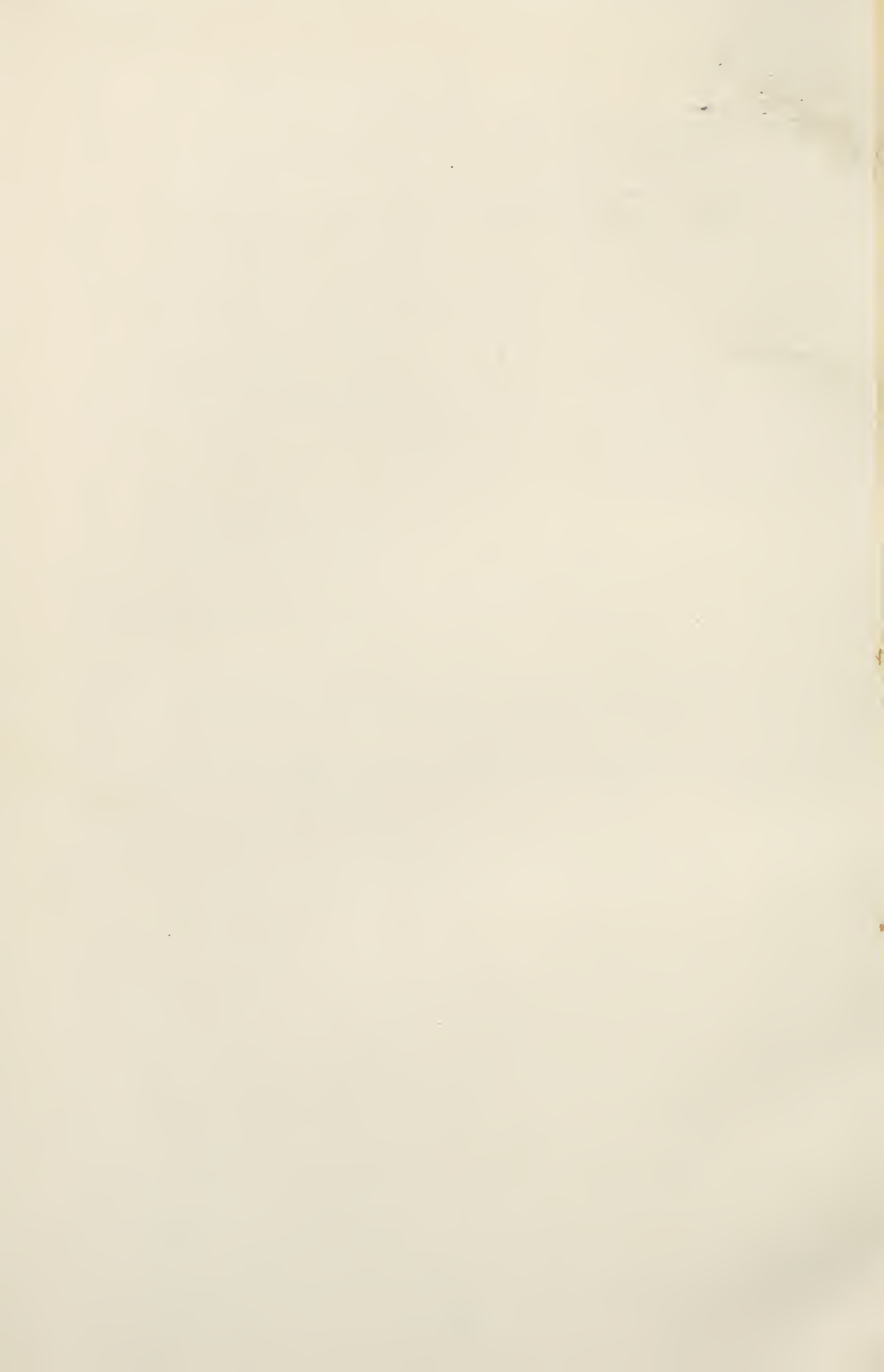
Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Kgl. Univers. Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.



DIE

RETINA DER WIRBELTHIERE.

UNTERSUCHUNGEN

MIT DER

GOLGI-CAJAL'SCHEN CHROMSILBERMETHODE UND DER EHRLICH'SCHEN METHYLENBLAUFÄRBUNG.

NACH ARBEITEN

VON

S. RAMON Y CAJAL,
PROFESSOR DER HISTOLOGIE AN DER MEDIC. FAKULTÄT ZU MADRID.

IN VERBINDUNG MIT DEM VERFASSER ZUSAMMENGESTELLT, ÜBERSETZT UND MIT EINLEITUNG VERSEHEN

VON

DR. RICHARD GREEFF,
PRIVATDOZENT FÜR AUGENHEILKUNDE AN DER UNIVERSITÄT ZU BERLIN.

MIT 7 TAFELN UND 3 ABBILDUNGEN IM TEXT.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1894.



Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.















